

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE PRÉSENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES

COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN SCIENCE DE L'ENVIRONNEMENT

PAR
JULIE ADAMS

HABITAT THERMIQUE ESTIVAL CHEZ DEUX FORMES D'OMBLE DE
FONTAINE LACUSTRES (*SALVELINUS FONTINALIS*)

MAI 2005

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

AVANT-PROPOS

Conformément à l'article D45 du règlement des études de cycles supérieurs, il est maintenant possible de présenter les résultats obtenus dans le cadre du programme de 2^e cycle en Sciences de l'environnement sous forme d'articles scientifiques plutôt que sous forme d'un mémoire, comme dans le passé.

Il a été convenu avec mon directeur de recherche, le professeur Pierre Magnan, qu'un article issu de mon projet sera soumis éventuellement à une revue scientifique. Comme l'article principal a été rédigé en anglais, un résumé détaillé en français est présenté suite au chapitre principal. Ce mémoire comprend également la problématique générale du projet de recherche ainsi que la rétrospective de la littérature mise à jour, présentées antérieurement dans le cadre de mon séminaire I (ECL-6005).

REMERCIEMENTS

J'aimerais remercier en premier lieu le Dr Pierre Magnan, d'abord pour m'avoir transmis sa passion pour la recherche scientifique, mais aussi pour ses judicieux conseils, ses critiques pertinentes, son appui financier, son positivisme, sa compréhension, ainsi que la confiance et l'encouragement qu'il m'a toujours témoigné tout au long de mon projet de maîtrise.

Mes remerciements s'adressent également à M. Pierre East et M. Raphael Proulx pour leur expertise apportée lors de la pose des émetteurs. Je ne peux passer sous silence la contribution de M. Frédéric Dumoulin et M. Daniel Pouliot, je les remercie pour leur soutien exceptionnel et leur précieuse aide apportée lors des étés de terrain. Je tiens également à adresser un merci tout spécial à M. Andrea Bertolo pour son aide généreuse apportée lors des analyses statistiques ainsi que pour ses critiques pertinentes amenées au moment de la rédaction.

Finalement, il y a des gens sans qui je n'aurais pas pu passer à travers ce projet de maîtrise, je pense à ma mère Marie-Paule, mon père Jacques, et ma petite sœur Sarah. Vincent, merci pour ton encouragement, ta patience, ta compréhension, tes conseils et ta présence à mes côtés.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	ii
REMERCIEMENTS	iii
TABLE DES MATIÈRES	iv
LISTE DES TABLEAUX.....	vii
LISTE DES FIGURES	viii
RÉSUMÉ DE L'ÉTUDE	1
PROBLÉMATIQUE	3
RÉTROSPECTIVE DE LA LITTÉRATURE	6
Le polymorphisme trophique	6
<i>Généralités</i>	6
<i>Compétition pour la ressource alimentaire</i>	7
<i>Utilisation de l'habitat</i>	8
<i>La morphologie</i>	8
<i>La ségrégation</i>	9
<i>L'évolution</i>	11
<i>Conclusion</i>	12
L'habitat thermique	12
<i>La niche thermique</i>	12
<i>Le degré-jour</i>	13
<i>Thermorégulation comportementale</i>	15
<i>Fonction de la thermorégulation comportementale</i>	15
<i>Cycle journalier chez les Salmonidae</i>	17

<i>Cycle journalier de l'omble de fontaine</i>	18
Effet de la température sur la maturation des gonades et l'activité de reproduction ...	19
<i>Mécanisme endogène</i>	19
<i>Influence de la température sur l'activité de reproduction</i>	19
<i>Interprétation des résultats obtenus en laboratoire ?</i>	20
La radio-télémetrie	21
<i>Avantages et désavantages</i>	21
<i>Méthode d'attachement de l'émetteur</i>	22
CHAPÎTRE PRINCIPAL	24
Synopsis	25
Introduction	26
Materials and Methods	29
<i>Study lake</i>	29
<i>Transmitter attachment</i>	30
<i>Temperature data</i>	31
Statistical analysis	32
<i>Classification of littoral and pelagic individuals</i>	32
<i>Diel variations in selected temperature</i>	32
<i>Thermal budget of littoral individuals</i>	35
Results	36
<i>Summer variations in water temperature</i>	36
<i>Diel variations in selected temperature</i>	36
<i>Thermal budget of littoral and pelagic individuals</i>	38
Discussion	39

Acknowledgments.....	44
References.....	44
RÉSUMÉ DÉTAILLÉ EN FRANÇAIS.....	63
Introduction.....	64
Matériel et méthodes	67
<i>Lac à l'étude</i>	67
<i>Pose de l'émetteur</i>	67
<i>Données de températures</i>	68
Analyses statistiques.....	68
<i>Classification des individus littoraux et pélagiques</i>	68
<i>Budget thermique des individus littoraux</i>	71
Résultats.....	72
<i>Variations estivales de la température</i>	72
<i>Variations journalières dans la sélection de température</i>	73
<i>Budget thermique des individus littoraux et pélagiques</i>	75
Discussion.....	75
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES DE LA PROBLÉMATIQUE ET DE LA RÉTROSPECTIVE DE LA LITTÉRATURE	81

LISTE DES TABLEAUX

Table 1: Description of the eight sampling periods used in some statistical analysis.....	52
Table 2: Results of Akaike's information criterion-based model selection.....	53
Table 3: Best models describing the different selected temperature.....	55

LISTE DES FIGURES

Figure 1: Distribution of the adjusted length of pectoral fins of individuals caught in the littoral (a) and pelagic (b) zones.....	58
Figure 2: Mean water temperature of the epilimnion (a) and the metalimnion (b) over the sampling period	59
Figure 3: Diel patterns of temperatures selected by littoral (●) and pelagic (×) individuals for the eight study periods.....	60
Figure 4: MaxT (a, b), MeanT (c, d), and MinT (e, f) of littoral (●) and pelagic (×) individuals during the day and the night.....	61
Figure 5: Thermal budget (TB) of littoral individuals relative to the pelagic ones for the eight study periods.....	62

RÉSUMÉ DE L'ÉTUDE

L'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) habitant les lacs oligotrophes du bouclier canadien affiche un polymorphisme trophique où des individus sont mieux adaptés à se nourrir dans la zone littorale alors que d'autres sont mieux adaptés à se nourrir dans la zone pélagique. Des travaux récents sur les frayères du lac Ledoux indiquent qu'il y a une ségrégation temporelle entre les formes lors de la période de reproduction: les individus littoraux frayent dans les deux premières semaines de la période de reproduction alors que les individus pélagiques frayent dans les deux dernières semaines. Lors de la période estivale, la fréquentation d'un habitat thermique chaud par les individus littoraux pourraient contribuer à accélérer la maturation des gonades de ces derniers et conséquemment expliquer leur arrivée précoce sur les sites de fraye. L'objectif général de la présente étude était de caractériser l'habitat thermique estival des formes littorales et pélagiques au moyen d'émetteurs thermosensibles. Les résultats de cette étude suggèrent que 1) les individus des deux formes tendent à sélectionner des températures plus chaudes durant le jour et plus froides durant la nuit, 2) durant le jour, les individus pélagiques sélectionnent des températures plus chaudes que les individus littoraux, suggérant ainsi que les individus pélagiques pourraient avoir besoin de thermoréguler à des températures plus chaudes que les individus littoraux, 3) les deux formes sélectionnent des températures similaires au début de la période estivale alors qu'à la fin, les formes se séparent dans des habitats thermiques distincts, et 4) la période de l'été où les individus littoraux ont expérimenté des températures plus chaudes que les individus pélagiques coïncide avec le temps de l'année où la maturation des gonades se fait rapidement chez l'omble de fontaine. Comme l'exposition à des températures

relativement chaudes peut accélérer le développement sexuel, l'habitat thermique estival des individus littoraux pourrait contribuer à accélérer la maturation de leur gonade. Ainsi, la maturation des gonades des individus littoraux pourrait être directement reliée à leur arrivée précoce sur les sites de fraye et pourrait contribuer à l'isolement reproducteur entre les deux formes.

PROBLÉMATIQUE

L'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) habitant les lacs oligotrophes du bouclier canadien affiche un polymorphisme trophique où des individus sont mieux adaptés à se nourrir dans la zone littorale alors que d'autres sont mieux adaptés à se nourrir dans la zone pélagique (Venne et Magnan, 1995; Bourke et al., 1997; Dynes et al., 1999; Proulx et Magnan, 2002; Proulx et Magnan, 2004). Les formes littorales et pélagiques présentent des différences morphologiques, comportementales, physiologiques et dans le cas d'un lac en particulier, des différences génétiques (Venne et Magnan, 1995; Bourke et al., 1997; Dynes et al., 1999; Proulx et Magnan, 2002; Proulx et Magnan, 2004). Lors d'une étude portant sur des jeunes ombles de fontaine de l'année (0 +), Venne et Magnan (1995) ont trouvé que les individus étaient spatialement divisés en deux groupes. Le groupe littoral se trouvait à une profondeur se situant entre 0 et 2 m alors que le groupe profond se trouvait à une profondeur se situant entre 3 et 6 m. Bourke et al. (1997) ont observé au moyen d'émetteur télémétrique dans deux lacs du bouclier laurentiens que les ombles de fontaine adultes affichaient des différences individuelles dans l'utilisation de l'habitat: 50 % des individus ont été trouvés principalement dans la zone littorale, 18 % dans la zone pélagique et 32 % voyageaient régulièrement entre les deux zones. De plus, la morphologie des individus était reliée à l'habitat préférentiel: la longueur de la nageoire pectorale des individus littoraux était significativement plus longue que celle des individus pélagiques. Les formes diffèrent également au niveau physiologique. Une étude menée par Proulx et Magnan (2002) sur la composition spécifique des tissus (protéines des muscles et lipides) a montré que les individus littoraux affichaient des performances physiologiques inférieures à celles des individus

pélagiques, lorsque confinés à se nourrir dans la zone pélagique. De plus, des analyses de microsatellite d'ADN suggèrent que les formes littorales et pélagiques du lac Bondi représentent deux sous populations avec un isolement reproducteur partiel et un assortiment non aléatoire (Dynes et al., 1999). Finalement, Proulx et Magnan (2004) ont démontré expérimentalement l'existence d'une composante phénotypique et génétique dans le polymorphisme trophique de l'omble de fontaine.

Des travaux récents sur les frayères indiquent qu'il y a une ségrégation temporelle entre les deux formes lors de la période de reproduction: les individus littoraux frayent dans les deux premières semaines de la période de reproduction alors que les individus pélagiques frayent dans les deux dernières semaines (Magnan et al., données non publiées). Il est bien connu dans la littérature que le développement sexuel de certaine espèce de poisson peut être accéléré suite à l'exposition des individus à des températures relativement chaudes (Breton et al., 1980a, 1980b; Gillet et Billard, 1981; Davies et al., 1986; Carscadden et al., 1997). Des expériences sur le terrain dans des enclos en zone pélagique ont montré que les individus littoraux allouaient plus de temps à se nourrir et exécutaient plus d'attaques en eau chaude que les individus pélagiques (Marchand et al., 2003). De plus, des expériences en laboratoires réalisées avec des poissons récemment apportés du lac Ledoux (acclimatation courte aux conditions de laboratoire) ont montré que les individus littoraux avaient un préférendum thermique significativement plus élevé que celui des individus pélagiques (Marchand, 2001). L'activité plus élevée en eau chaude liée à l'alimentation, de même que le préférendum thermique plus élevé des individus littoraux en comparaison aux individus pélagiques, pourraient refléter l'acclimatation des individus littoraux aux températures plus chaudes rencontrées dans la

zone littorale. Ainsi, la fréquentation d'un habitat thermique plus chaud par les individus littoraux lors de la période estivale pourraient contribuer à accélérer la maturation des gonades de ces derniers et conséquemment expliquer leur arrivée précoce sur les sites de fraye. La vérification de cette hypothèse pourrait constituer une étape importante dans la compréhension du mécanisme d'isolement reproducteur entre les deux formes.

L'objectif général de cette étude était de caractériser l'habitat thermique estival des formes littorales et pélagiques d'omble de fontaine au moyen d'émetteurs thermosensibles. Une étude antérieure portant sur l'activité locomotrice de l'omble de fontaine a démontré qu'au coucher du soleil, les individus quittaient leur endroit préférentiel pour entrer dans une période d'activité nocturne caractérisée par de longs déplacements. À l'aube, les individus retournaient à leur site préférentiel démontrant ainsi un patron d'activités journalières entre les aires d'alimentation et leur site préférentiel (Bourke et al., 1996). Sur la base de ces résultats, les hypothèses suivantes ont été testées: (1) les individus littoraux et pélagiques démontreront un comportement cyclique journalier dans leur sélection de température dû à leur patron d'activité (2) durant le jour, les individus littoraux et pélagiques sélectionneront des températures similaires pour des besoins de thermorégulation (3) durant la nuit, les individus littoraux sélectionneront des températures plus chaudes que les individus pélagiques dû à leur alimentation dans la zone littorale (4) à la fin de l'été, les individus littoraux auront un budget thermique plus élevé que les individus pélagiques.

RÉTROSPECTIVE DE LA LITTÉRATURE

Le polymorphisme trophique

Généralités

Des rétrospectives récentes de la littérature ont démontré que le polymorphisme trophique est répandu chez plusieurs espèces de vertébrés (Robinson et Wilson, 1994; Skulason et Smith, 1995). Une telle diversification doit être considérée comme étant très importante puisqu'elle constituerait une étape marquante dans la différenciation phénotypique et la spéciation des vertébrés et ce, particulièrement chez les poissons (Wimberger, 1994; Schluter, 1998; Skulason et al., 1999). Le polymorphisme trophique se traduit principalement par des variations morphologiques, physiologiques et comportementales entre les individus (Robinson et Wilson, 1994; Skulason et Smith, 1995). Les formes partagent les ressources en développant des adaptations locales aux différents habitats, comme des variations dans la distribution spatiale et l'alimentation (Bodaly, 1979; Robinson et al., 1993; Skulason et al., 1993).

Il existe essentiellement chez les poissons deux types de polymorphisme trophique; l'un implique des différences tranchantes entre les formes (Skulason et al., 1989; Skulason et al., 1993) tandis que l'autre est beaucoup plus subtil (Ehlinger et Wilson, 1988; Robinson et al., 1993; Bourke et al., 1999), et pour cette raison, plus difficile à détecter. Un exemple bien connu où l'on retrouve un polymorphisme tranchant, est le cas de l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus*) où les individus sont présents sous quatre formes

(benthique de grande taille ou normale, benthique naine, planctonique et piscivore; Jonsson et Hindar, 1982; Malmquist et al., 1992; Jonsson et Jonsson, 2001). Par contre, lorsque le crapet arlequin (*Lepomis macrochirus*) est absent, le crapet soleil (*Lepomis gibbosus*) affiche un polymorphisme subtil avec une forme benthique et planctonique (Ehlinger et Wilson, 1988; Robinson et al., 1993; Robinson et Wilson, 1996). Seules de fines analyses statistiques peuvent détecter les différences entre les deux formes au niveau de la morphologie du corps et de la structure des branchiténies. Les différences morphologiques et comportementales sont des facteurs favorisant la coexistence entre les individus, permettant ainsi un partage des ressources du milieu (Robinson et Wilson, 1994; Wimberger, 1994).

Compétition pour la ressource alimentaire

Deux circonstances fondamentales apparaissent dans l'apparition du polymorphisme trophique 1) l'existence d'une niche disponible, 2) ainsi qu'un relâchement de la compétition interspécifique (Smith et Skulason, 1996).

Plusieurs études telles que Crowder et Magnuson (1982), Magnan et Fitzgerald (1984), Crowder (1986) ainsi que Bourke et al. (1999) ont démontré l'importance du rôle de la compétition interspécifique pour la ressource alimentaire dans la structure des communautés de poissons. Toutefois, en absence de compétition interspécifique (ou lorsqu'il y a relâchement), les niches qui pourraient potentiellement être utilisées par l'espèce compétitrice sont dites «libres». L'utilisation d'une niche libre peut donc mener à une diversification trophique et promouvoir un relâchement de la compétition

intraspécifique pour la ressource alimentaire (Skulason et Smith, 1995; Venne et Magnan, 1995).

Utilisation de l'habitat

Le polymorphisme trophique est souvent associé avec la présence d'habitats discrets benthiques et pélagiques dans les lacs (Robinson et Wilson, 1994; Skulason et Smith, 1995; Jonsson et Skulason, 2000). Ces habitats diffèrent dans leurs structures physiques ainsi que dans la composition spécifique des proies disponibles (Mitelbach, 1981; Robinson et al., 1993; Robinson et Wilson, 1994). Par conséquent, l'exploitation respective de ces habitats requiert différentes techniques et spécialisations afin de parvenir à une recherche de nourriture efficace (Ehlinger et Wilson, 1988; Ehlinger, 1990). Les études portant sur le polymorphisme dans ces systèmes font souvent état de la présence de formes benthiques et limnétiques adaptées pour chacun des habitats tant au niveau comportemental, physiologique et morphologique (Ehlinger, 1990; Malquist et al., 1992; Robinson et Wilson, 1994; Wilson et al., 1996; Proulx et Magnan, 2002)

La morphologie

De nombreuses études réalisées sur différentes populations et espèces de poissons ont pu établir un lien direct entre les fonctions écologiques et les structures morphologiques (Gatz, 1979; Webb, 1984). Un changement dans l'exploitation de la ressource alimentaire ainsi que dans l'utilisation de l'habitat peut être en partie responsable des variations phénotypiques observées au niveau de la morphologie des individus (Crowder, 1984; Schluter et McPhail, 1992; Robinson et Wilson, 1994). Comme dans

plusieurs lacs de l'hémisphère nord les ressources alimentaires présentes sont de nature discrète, les poissons tendent à exploiter des habitats benthiques ou limnétiques (Schluter et McPhail, 1993; Robinson et Wilson, 1994). Les individus exploitant la zone pélagique tendent généralement vers un corps fusiforme, hydrodynamiquement efficace pour la nage (Webb, 1984), muni de courtes nageoires pectorales et d'un museau pointu. Quant aux individus exploitant la zone littorale, la morphologie de ces derniers se caractérisent par un corps trapu, muni de longues nageoires pectorales et d'un museau arrondi (Snorrason et al., 1989; Ehlinger, 1990; Bourke et al., 1997; Proulx et Magnan, 2002). Ces caractéristiques morphologiques sont reliées à des manœuvres lentes et précises requises pour l'exploitation d'habitat complexe et pour se nourrir d'organismes benthiques (Gatz, 1979; Webb, 1984; Toline et Baker, 1993). L'exploitation d'un habitat préférentiel peut être relié à des différences morphologiques fonctionnelles (Proulx et Magnan, 2001). Ces spécialisations morphologiques seraient la conséquence d'un partage de la ressource alimentaire suite à une compétition intra-spécifique intense.

La ségrégation

Le polymorphisme trophique dans lequel on retrouve des formes intra-spécifiques discrètes démontrant une utilisation différentielle de la ressource et variant selon un certain degré d'isolement reproducteur, pourrait être un stade intermédiaire dans la spéciation des espèces (West-Eberhard, 1986; Bush, 1994; Skulason et Smith, 1995). Une ségrégation spatiale et temporelle dans l'utilisation des sites de reproduction a été observée chez certaines espèces polymorphiques (Jonsson et Jonsson, 2001). Des études réalisées dans le lac Vangsvatvet en Norvège, dans lequel on retrouve une forme naine et

une forme dite normale d'omble chevalier (*Salvelinus alpinus*), ont démontré une ségrégation spatiale et temporelle dans l'utilisation des sites de reproduction. La forme normale fraye à des profondeurs inférieures à 15 m alors que la forme naine fraye à des profondeurs supérieures à 15 m. De plus, au début de la période de reproduction, la majorité des femelles présentes sur les sites de reproduction sont de forme normale alors que les femelles de forme naine ne sont présentes que deux semaines plus tard (Jonsson et Hindar, 1982).

De la même façon, on observe un phénomène similaire (au niveau temporel) dans le lac Ledoux, (Réserve faunique Mastigouche, Québec (46°40'N, 73°20'W). Magnan et al. (données non-publiées), ont observé durant deux automnes consécutifs (2000 et 2001) une ségrégation temporelle dans l'utilisation des sites de reproduction au moment de la période de fraye. Les individus de forme littorale arrivent sur les frayères dès le début de la période de reproduction, alors que la majorité des individus de forme pélagique arrivent deux semaines plus tard (Magnan et al., données non publiées).

L'investissement reproducteur peut aussi différer selon les formes d'une espèce polymorphique (Hutchings et Moris, 1985; Jonsson et Jonsson, 2001). Dans le lac Thingvallavatn, l'investissement gonadique diffère selon les quatre formes d'omble chevalier (*Salvelinus alpinus*) que l'on y retrouve (Jonsson et al., 1988). Les formes planctivores et piscivores allouent plus d'énergie dans la production d'œufs que les morphes benthivores (petits et larges) (Jonsson et Jonsson, 2001). Ainsi, l'indice gonadosomatique des formes benthivores varie entre 10 et 17 % contre 23 et 14 % pour les formes planctivores et piscivores. De plus, l'investissement gonadique relatif à la

croissance totale dans une année de maturation sexuelle varie entre 30 et 80 % pour les petits benthivores, 40 et 50 % pour les larges benthivores et 70 et 100 % pour les piscivores et planctivores. Il est donc possible de rencontrer à l'intérieur d'un même lac des différences entre les formes au niveau du taux de croissance, du nombre d'œufs, du diamètre des œufs, de l'âge à la maturité sexuelle et de l'index gonadosomatique (Jonsson et Jonsson, 2001).

L'évolution

Le polymorphisme intraspécifique pourrait mener à la spéciation sympatrique (Wimberger, 1994). La spéciation sympatrique se traduit par l'origine de deux (ou plusieurs) espèces à partir d'une unique population locale. Ce phénomène a certainement été impliqué dans la formation de plusieurs espèces (Johnson et al., 1996; Mina, 1996) et pourrait être fréquent dans la nature (Ritchie et Phillips, 1998). Selon Smith et Skulason (1996), le polymorphisme trophique pourrait mener à la spéciation via les quatre étapes suivantes: 1) l'invasion ou l'exploitation d'une nouvelle ressource (niche disponible), 2) une diminution de la compétition intra-spécifique, 3) une sélection disruptive (angl.: disruptive selection) dans chaque niche menant à l'évolution d'un polymorphisme et 4) une réduction du flux génique et l'évolution d'un isolement reproducteur prézygotique. Parmi les autres facteurs évolutifs pouvant mener à la spéciation sympatrique, on retrouve les innovations morphologiques par mutation, la sélection sexuelle ainsi que les variations dans les soins parentaux (Robinson et Wilson, 1994).

Conclusion

Le polymorphisme trophique chez l'omble de fontaine en lac pourrait représenter un stade primaire de spéciation, ce qui en fait un système d'intérêt particulier pour la compréhension des phénomènes évolutifs. Des études récentes ont démontré que les formes littorales et pélagiques diffèrent dans leur distribution spatiale, dans leur alimentation ainsi que dans leur morphologie (Venne et Magnan, 1995; Bourke et al., 1997, 1999; Dynes et al., 1999). De plus, des analyses génétiques sur des individus provenant du lac Bondi (Réserve faunique Mastigouche, Québec) suggèrent que les formes littorales et pélagiques sont deux populations avec un isolement reproducteur partiel dont les échanges génétiques ne se réalisent plus au hasard entre ces deux groupes (Dynes et al., 1999). Les travaux futurs portant sur l'effet de l'habitat thermique permettront de mieux comprendre le rôle de la température dans le mécanisme de l'isolement reproducteur entre les deux formes.

L'habitat thermique

La niche thermique

La température est l'un des plus importants facteurs environnementaux contrôlant la distribution et le comportement des poissons en nature (Magnuson et al., 1979). La niche thermique fondamentale est définie comme étant l'étendue des températures où un organisme va trouver des conditions optimum pour réaliser ses fonctions physiologiques et métaboliques (Reynolds et al., 1977; Magnuson et al., 1979; Coutant, 1987). Un petit changement de température peut avoir des conséquences bioénergétiques très

importantes sur la survie, la croissance, le développement ainsi que sur le succès reproducteur des individus (Kitchell et al., 1977; Crowder et Magnuson, 1982).

Cependant, en nature, la niche thermique réalisée d'une espèce diffère souvent de la niche thermique fondamentale obtenue au moyen d'expériences en laboratoire (préférendum final) (Magnuson et al., 1979). La sélection de l'habitat thermique peut être influencée par des contraintes écologiques telles que la compétition intra et interspécifique pour la ressource alimentaire, la prédation et l'ontogénie de l'espèce (McCauley et Read, 1973; MacLean et Magnuson, 1977; Magnuson et al., 1979; McCauley et Huggins, 1979; Crowder et al., 1981). Brandt et al. (1980) ont montré que la ségrégation de l'habitat par la température pourrait être un moyen efficace de réduire la compétition pour la ressource alimentaire. Dans le lac Michigan, le changement drastique de distribution thermique du gaspareau (*Alosa pseudoharengus*) résulte de la présence d'interaction compétitive avec le cisco de fumage (*Coregonus hoyi*) (Brandt et al., 1980). Plusieurs études visant à définir l'habitat thermique d'une ou plusieurs espèces ont été réalisées sur les communautés de poissons. Cependant, aucune étude n'a encore été réalisée sur les différences d'habitats thermiques pour différentes formes à l'intérieur d'une même espèce polymorphique.

Le degré-jour

Le degré-jour est une unité thermique qui permet de suivre le développement d'un organisme vivant en fonction de la température. On calcule généralement le degré-jour en effectuant la différence algébrique, exprimée en degré Celsius, entre une température

moyenne et une température de référence (Williams et MacKay, 1970). Le concept de degré-jour a été majoritairement utilisé en écologie végétale afin de prédire la maturité des cultures ou encore dans les études servant à prévoir la durée du développement d'un animal ectotherme (poïkilotherme ou hétérotherme), dépourvu d'une régulation de sa température interne.

En écologie aquatique, cette mesure est principalement utilisée pour prédire et contrôler l'éclosion des œufs de poissons en laboratoire ou sur le terrain (Hamel et al., 1997). Les études qui ont appliqué ce concept à l'individu même (non-larvaire) sont peu nombreuses et concernent principalement la croissance. Par exemple, Kipling (1983), lors d'une étude portant sur le grand brochet (*Esox lucius*) a effectué une régression linéaire simple entre le poids moyen des individus femelles âgés de quatre ans et le nombre cumulatif de degrés-jours au-dessus de 14 °C (température de référence) durant la période de 1944-1978.

En ce qui a trait au cadre de notre étude, nous voulons calculer un budget thermique pour les individus de forme littorale et pélagique au cours de la saison estivale. Ces données nous permettront d'établir des liens avec les dates d'arrivée des individus sur les frayères, lors de la période de reproduction. Nous partons de l'hypothèse que les individus qui auront un budget thermique plus élevé seront matures plus rapidement et par conséquent, seront les premiers arrivants sur les sites de reproduction. Notre étude sera la première à appliquer ce concept (budget thermique) en relation avec l'habitat thermique de l'individu et sa maturation gonadique.

Thermorégulation comportementale

La majorité des ectothermes ont une température corporelle semblable à la température ambiante de l'environnement dans lequel ils se trouvent. La thermorégulation comportementale consiste en un mouvement du poisson d'une région ou d'une masse d'eau vers une autre, caractérisée par une température plus chaude ou plus froide (Moyle et Cech, 2000). Ce changement d'environnement thermique nécessite des ajustements physiologiques et comportementaux (Crawshaw, 1977). La régulation de l'équilibre thermique suivant un changement de température ambiant peut être rétablie par plusieurs fonctions telles que le taux de ventilation des branchies, la circulation sanguine, l'activité et le mouvement de l'eau (Crawshaw, 1977).

Fonction de la thermorégulation comportementale

La stratification thermique saisonnière des lacs influence les mouvements verticaux (i.e. dans la colonne d'eau) et les mouvements horizontaux (i.e. de la zone littorale vers la zone pélagique et vice versa) des poissons en nature (Olsen et al., 1988). Plusieurs espèces de poissons affichent un comportement de migrations journalières vers des températures autres que leur température préférentielle (Reynolds et Casterlin, 1976). Ces migrations peuvent avoir des fonctions physiologiques et/ou écologiques (Reynolds et Casterlin, 1976). Trois hypothèses sont suggérées pour expliquer la valeur adaptative de ce comportement (Neverman et Wurtsbaugh, 1994):

Les migrations nocturnes de certaines espèces auraient pour fonction de diminuer les risques de prédateurs. Naud et Magnan (1988) ont démontré que le ventre rouge du

Nord effectue des migrations vers la zone pélagique, où les individus se dispersent durant la nuit, alors que durant la journée, les individus restent en banc dans les herbiers de la zone littorale. De la même façon, Bohl (1980) a décrit les migrations journalières entre la zone littorale et pélagique de plusieurs espèces-proies potentielles tels que le gardon (*Rutilus rutilus*), le rotengle (*Scardinius erythrophthalmus*) ainsi que l'ablette (*Alburnus alburnus*) dans des lacs Bavariens en Allemagne. Étant moins visible la nuit, ce comportement de migrations nocturnes vers la zone pélagique contribuerait à diminuer les risques de prédation.

Puisque certaines espèces-proies effectuent des migrations journalières tel que mentionné précédemment, il est possible que des espèces prédatrices suivent les migrations de ces dernières. Sellers et al. (1998) ont observé lors d'une étude menée sur trois lacs dans les Régions des Lacs Expérimentaux (E. L. A.) au nord de l'Ontario, que le touladi (*Salvelinus namaycush*) occupait des températures se situant entre 19 et 20 °C durant la nuit. Ces températures sont largement supérieures à la température moyenne de l'habitat thermique du touladi qui est habituellement aux environs de $9,5\text{ °C} \pm 1,1\text{ °C}$ (Evans, 1991). Selon Sellers et al. (1998), cette présence nocturne des individus dans l'épilimnion où les températures sont excessivement chaudes, serait en partie due aux espèces-proies migrant verticalement ou à la migration de la zone littorale vers la zone pélagique du cyprin tête de boule (*Fathead promelas*). Cela suggère que les bénéfices de la prédation en eau chaude surpasse les coûts métaboliques associés au maintien de la température corporelle.

Les migrations journalières vers des températures plus chaudes ou plus froides pourraient être fonction de certains processus physiologiques et procurer des avantages bioénergétiques importants. La digestion et la croissance sont des processus physiologiques pouvant nécessiter différents optimums thermiques afin d'être réalisés avec une efficacité maximale (Crawshaw, 1977). Par exemple, Brett (1971) a observé que durant le jour, les saumons kokani (*Oncorhynchus nerka*) se trouvaient en eau profonde (37 m) à des températures aussi froides que 5 °C, permettant ainsi une économie d'énergie par la diminution de leur métabolisme basal. Par contre, après les périodes intensives de recherche de nourriture nocturne, les individus sélectionnaient des températures plus chaudes soit 15 °C se situant à des profondeurs d'environ 11 m, permettant une digestion plus efficace des proies ingérées durant la nuit. De la même façon, Neverman et Wurtsbaugh (1994) ont découvert chez le chabot de lac (*Cottus extensus*), que les jeunes de l'année effectuaient un patron de migration verticale semblable à celui décrit précédemment par Brett (1971) avec le saumon kokani. Ces migrations verticales de la part des jeunes de l'année seraient une stratégie thermorégulatrice afin de maximiser la croissance et la digestion. Des expériences en laboratoire où un groupe de jeunes chabots étaient soumis à des fluctuations de température mimant les migrations journalières observées sur le terrain ont démontré que ces derniers avaient grandi 300 % plus rapidement qu'un autre groupe élevé à une température constante de 5°C.

Cycle journalier chez les Salmonidae

Bien que plusieurs études traitant de l'activité journalière aient été réalisées chez les Salmonidae, il est difficile de tracer un patron caractéristique à cette famille. En effet, les différents résultats obtenus semblent être grandement influencés par des facteurs tels que l'environnement physique, la composition spécifique de la communauté, la disponibilité des proies, l'espèce de Salmonidae ainsi que par l'âge des individus. Or, certaines études caractérisent les Salmonidae comme étant des poissons actifs durant le jour (Linner et al., 1990), d'autres comme étant des poissons nocturnes (Helfman, 1986; Matthews et al., 1994; Warner et Quinn, 1995) alors que d'autres études ont trouvé des pics d'activité à l'aube et à l'aurore (Bourke et al., 1996; Baldwin et al., 2002).

Cycle journalier de l'omble de fontaine

La majorité des études portant sur les cycles d'activités journaliers de l'omble de fontaine ont été réalisées sur des populations anadromes (Castonguay et al., 1982; Doyon et al., 1991) ou de rivières (Grant et Noakes, 1987; McLaughlin et al., 1994). Conséquemment, la littérature est pauvre en ce qui concerne les patrons journaliers de l'omble de fontaine lacustre. Bourke et al. (1996) ont étudié les patrons journaliers de l'omble de fontaine en lac à l'aide de la radio-télémétrie en se basant sur la distance minimale parcourue entre deux localisations consécutives. Durant le jour, les individus démontraient une forte sélection de sites demeurant fidèles à un même site jour après jour. Au coucher du soleil, les individus quittaient leur endroit préférentiel pour entrer dans une période nocturne active caractérisée par de longs déplacements. À l'aube, les individus retournaient à leur point focal respectif. Les résultats de cette étude suggèrent

que l'omble de fontaine lacustre démontre un patron d'activités comprenant deux phases distinctes soit nocturne et diurne.

Effet de la température sur la maturation des gonades et l'activité de reproduction

Mécanisme endogène

Le cycle reproducteur des poissons est lié de très près aux changements environnementaux (Moyle et Cech, 2000). Les deux facteurs environnementaux les plus importants sont sans doute la photopériode et la température, puisqu'ils agissent directement sur les organes des sens (récepteurs de température, œil pinéal, yeux) de même qu'au niveau des glandes responsables de la production d'hormones (Moyle et Cech, 2000). Le processus de maturation des gonades est régulé par la production de l'hormone gonadotrophine par l'hypothalamus, pour être par la suite libérée par la portion antérieure de la glande pituitaire (neurohypophyse) (Moyle et Cech, 2000).

Influence de la température sur l'activité de reproduction

Chez certains téléostéens, le développement des gonades et le déclenchement de la fraye sont principalement modulés par la température. La phase finale de maturation des gonades ainsi que le début de l'activité de la période de reproduction (migration de reproduction, construction des nids) surviennent suite à l'atteinte d'une température seuil chez plusieurs espèces de poissons (Munro, 1990). Par exemple, chez la tanche (*Tinca tinca*), une température élevée avance la maturation des gonades et prolonge la période

de fraye alors qu'à une température de 10 °C, le développement ovarien est arrêté (Breton et al., 1980a, 1980b).

Il existe peu d'études traitant de l'influence de la température sur le développement des gonades de l'omble de fontaine. Selon Hokanson et al. (1973), la température de l'eau affecte grandement l'activité de reproduction et la survie des œufs de l'omble de fontaine. La température pourrait aussi jouer un rôle important au niveau de l'ovulation et des stades finaux de maturation (Bye, 1989).

Interprétation des résultats obtenus en laboratoire ?

Des auteurs tels que Henderson (1963), Scott (1979) et Bye (1989), soutiennent que l'on devrait considérer l'interprétation de certains résultats d'expérimentation en laboratoire avec prudence. La majorité des études ont examiné l'influence d'un seul facteur environnemental isolé (ex: la photopériode ou la température) sans prendre en considération les effets synergiques et confondants possibles, sur les conditions physiologiques de l'animal expérimental et son histoire environnementale précédente (Bye, 1989). À titre d'exemple, Scott (1979) a démontré que la vitellogénèse du ventre rouge d'Europe (*Phoxinus phoxinus*) peut être stimulée par un changement au niveau de la photopériode sous conditions contrôlées en laboratoire. Cependant, en nature, c'est le changement de température qui synchronise le cycle reproducteur de cette espèce. Le changement de température de l'eau induit une réponse comportementale plaçant les individus en condition photopériodique, laquelle stimule le développement reproducteur.

Selon Bye (1989), plusieurs autres études ont conclu prématurément des généralisations au niveau des familles de téléostéens sur l'influence des facteurs environnementaux sans considérer que chaque espèce, souche ou stock local ont évolué dans un style de vie unique. Chez la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*), des lignées (ou souches) différentes peuvent afficher des réponses reproductives variables pour un même stimulus photopériodique (Busack et Gall, 1980).

La radio-télémétrie

Avantages et désavantages

La biotélémétrie offre un moyen pratique et efficace d'étudier la biologie, la physiologie et le comportement d'un animal non visible dans son environnement. Les progrès rapides de l'industrie électronique ont permis aux scientifiques de développer des systèmes de biotélémétrie sophistiqués permettant d'obtenir un maximum de données avec une influence minimale sur le comportement et la santé de l'animal étudié (Winter, 1996). Les études biotélémétriques impliquent un émetteur attaché sur ou inséré dans l'animal qui émet un signal. Ce signal est capté par un receveur et traduit en signal électronique audible permettant de retracer l'individu marqué.

Les premières études comportementales faisant usage de la biotélémétrie sous l'eau n'utilisaient que des systèmes à signaux ultrasoniques. Les émetteurs ultrasoniques ont l'avantage de fonctionner avec des ondes de basses fréquences qui voyagent très bien sous l'eau et qui ne sont pas affectées par la conductivité (Winter, 1996). Cependant,

vers la fin des années 60, l'usage des émetteurs radios en milieu aquatique a fait son apparition. Les développements associés à cette technique se sont faits très rapidement et ne cessent de progresser puisque la radio-téléométrie peut s'appliquer autant en milieu terrestre qu'en milieu aquatique (Nielson, 1992). Pour cette raison, certains auteurs comme Stasko et Pincockk (1977) ainsi que Nielson (1992) recommandent l'utilisation de la radio-téléométrie si les conditions de l'étude offrent un choix égal entre l'utilisation des méthodes ultrasoniques et radio-téléométriques. La principale contrainte de la radio-téléométrie se trouve au niveau de la longueur du signal radio qui diminue très rapidement dans l'eau et ce, particulièrement dans les eaux qui ont une haute conductivité. Les études radio-téléométriques doivent donc s'effectuer dans les milieux d'eau douce et de faible conductivité. Malgré cette limite, nombreux sont les avantages; 1) le signal radio est peu affecté par les obstacles et les irrégularités du fond de l'eau, 2) le signal peut être détecté sur des distances considérables dans l'air, 3) il y a peu d'interférence avec les bruits ambiants, 4) la détection du signal par l'antenne se fait à l'extérieur de l'eau et 5) la réception du signal est possible malgré une eau recouverte de glace ou en eau turbide (Tyus, 1982)

Méthode d'attachement de l'émetteur

La méthode d'attachement de l'émetteur dépend de la morphologie et du comportement de l'espèce, de la nature de l'écosystème aquatique et des objectifs de l'étude (Winter, 1996). On peut disposer l'émetteur à trois principaux endroits sur le poisson: dans l'estomac, dans la cavité abdominale (au moyen d'une chirurgie) et à l'extérieur sur la surface dorsale du poisson (adossé contre la nageoire dorsale) (Mellas et Haynes, 1985).

La présence de l'émetteur sur ou dans le poisson ne devrait pas influencer son comportement ou sa performance en nature (Nielson, 1992). Toutefois, l'insertion d'un émetteur gastrique peut influencer le comportement alimentaire et engendrer une régurgitation chez certaines espèces (Moser et al., 1990; Olson et al., 1990). Cette méthode peut donc causer un biais aux études voulant établir un lien entre la sélection de l'habitat et la ressource alimentaire. Quant à la pose d'émetteur interne par chirurgie, elle nécessite une anesthésie et des temps de récupération plus longs, tout en impliquant des risques d'infections majeures.

En ce qui a trait notre étude, l'attachement externe s'avère la méthode à préconiser. Des études menées par Thorstad et al. (2000) sur le saumon de l'Atlantique (*Salmo salar*) ont démontré que la performance natatoire et physiologique n'était nullement affectée par le port d'un émetteur externe. Mellas et Haynes (1985) ont évalué en laboratoire les effets de la disposition des émetteurs aux trois endroits énumérés précédemment sur la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) et le bar-perche (*Morone americana*). Pour l'ensemble des individus utilisés dans l'expérimentation, seule une truite arc-en-ciel avait changé de rang de dominance. De plus, le temps d'épuisement chez les individus portant un émetteur externe était significativement moins élevé que chez les autres individus portant des émetteurs gastriques ou chirurgicalement implantés. Le protocole de la technique de pose des émetteurs externes est bien établi dans notre laboratoire. Bourke et al. (1996) (1997) ont implanté des émetteurs externes durant deux années consécutives (1992 et 1993) sur l'omble de fontaine et ont obtenu un taux de survie de 65 % de la part des individus.

CHAPÎTRE PRINCIPAL

Summer thermal habitat of two forms of lacustrine brook charr (*Salvelinus fontinalis*)

J. Adams¹ and P. Magnan^{1*}

¹ *Département de chimie-biologie, Université du Québec à Trois-Rivières, C.P. 500, Trois-Rivières, Québec G9A 1H7, Canada*

** Corresponding author (e-mail: Pierre_Magnan@uqtr.ca)*

Synopsis

Recent work suggests that littoral and pelagic charr exhibit a temporal segregation in their reproductive period: littoral individuals spawn during the first two weeks of the reproductive season, while pelagic ones spawn in the last two weeks. During the summer, the relatively high water temperatures encountered by littoral individuals during the period of gonadal maturation might be the main factor governing their early arrival on spawning grounds. The general objective of the present study was to characterize the summer thermal habitats of littoral and pelagic brook charr using thermo-sensitive radio transmitters. Our results suggest that 1) individuals from both forms tend to select warmer temperature during the day than during night, 2) during the day, pelagic individuals selected warmer temperature than littoral ones, suggesting that pelagic individuals could need to thermoregulate at warmer temperature than littoral ones, 3) both forms select similar temperature early in the summer but segregated into different thermal habitats by the end of the summer, and 4) the periods of the summer when littoral individuals experienced warmer temperature than pelagic ones coincided with the time of the year when gonad maturation occurred rapidly in brook charr. Since relatively high temperatures may accelerate the rate of sexual development, the summer thermal habitat of littoral individuals could contribute to accelerating gonad maturation. This could be related to their early arrival on the spawning ground and could contribute to the reproductive isolation between the two forms.

Introduction

Trophic polymorphism, the occurrence of discrete forms displaying differential niche use, is found in various vertebrates (Skulason and Smith, 1995). This phenomenon is particularly common in fishes occupying species-poor lakes with well-defined benthic and limnetic niches (Robinson and Wilson, 1994; Schluter, 1995; Skulason and Smith, 1995). A number of fish populations have been shown to include both open-water types (limnetic or pelagic forms) and shallow-water types (benthic or littoral forms) in lakes of the Northern Hemisphere (Robinson and Wilson, 1994; Schluter, 1995; Skulason and Smith, 1995). Individuals generally exhibit differences in morphology and behaviour that improved feeding efficiency and physiological performance in their habitat (Schluter, 1995; McLaughlin, 2001; Proulx and Magnan, 2002). In freshwater fishes, trophic polymorphism is often accompanied by the evolution of reproductive isolation between forms (Skulason and Smith, 1995; Smith and Skulason, 1996). Spatial and temporal segregation in reproduction have been found in arctic charr (*Salvelinus alpinus*) (Jonsson and Jonsson, 2001), rainbow smelt (*Osmerus mordax*) (Taylor and Bentzen, 1993), and three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) (Ridgway and McPhail, 1984). The evolution of reproductive isolation among forms of polymorphic species could represent an important precursor of sympatric speciation (Skulason and Smith, 1995; Smith and Skulason, 1996).

Previous studies in oligotrophic lakes of the Canadian Shield indicated that brook charr (*Salvelinus fontinalis*) exhibit such a trophic polymorphism, where some individuals are better adapted to feeding in the littoral zone and others are specialists at feeding in the

pelagic zone (Venne and Magnan, 1995; Bourke et al., 1997, 1999; Dynes et al., 1999; Proulx and Magnan, 2002; Proulx and Magnan, 2004). In a study on young-of-the-year (0+) brook charr, Venne and Magnan (1995) found that individuals were spatially segregated into two groups in one lake of this system: the littoral group was found between 0 and 2 m depth and the pelagic group was found between 3 and 6 m depth. By using radio telemetry, Bourke et al. (1997) found that adult brook charr exhibited individual differences in habitat use in two of these Canadian Shield lakes: 50% of individuals were found mainly in the littoral zone, 18% in the pelagic zone, and 32% travelled regularly between the two zones. Furthermore, individual differences in habitat preference were related to functional differences in body morphology: the pectoral fins of littoral individuals were significantly longer than those of pelagic ones. In a study based on the analysis of stomach content data from 3776 brook charr captured in 69 lakes of the Canadian Shield, Bourke et al. (1999) found that when the brook charr were the single species in the lake, 41.3% of the individuals fed almost exclusively on benthic prey (benthic specialists), 18% almost exclusively on pelagic prey (pelagic specialist) and a lesser proportion were "generalist feeders." The proportions of littoral and pelagic individuals fit remarkably well with those based on the spatial distribution of individuals as identified through radio telemetry (Bourke et al., 1999), suggesting that the presence of the two forms is typical in these lakes. The study of Proulx and Magnan (2002), based on the comparison of proximate tissue composition (muscle proteins and lipids), showed that littoral forms exhibited lower physiological performance than pelagic ones when they were restricted to feeding in the pelagic enclosures. In a study on microsatellite analyses of brook charr in two lakes of the same area, Dynes et al. (1999) found that littoral and pelagic individuals were partially reproductively isolated in one

lake. Finally, Proulx and Magnan (2004) showed experimentally the existence of both phenotypic and genetic components in the trophic polymorphisms of brook charr.

Recent work in one lake of this system suggests that the two brook charr forms exhibit a temporal segregation in their reproductive period: littoral individuals spawn during the first two weeks while pelagic ones spawn during the last two weeks of a reproduction season that lasts four to six weeks (Magnan et al., unpublished data). It is well known that exposure to relatively high water temperatures can accelerate the rate of sexual development in some fishes (Breton et al., 1980a, 1980b; Gillet and Billard, 1981; Davies et al., 1986; Carscadden et al., 1997). During the summer, the relatively high water temperatures encountered by littoral individuals during the period of gonadal maturation might be the main factor governing their early arrival on the spawning grounds. Field enclosure experiments showed that littoral individuals allocated more time to feeding and executed more attacks in the higher stratum of the water column (i.e., at higher temperatures) than pelagic ones (Marchand et al., 2003). Furthermore, laboratory experiments with fish recently collected from the field indicated that littoral individuals have a significantly higher final thermal preferendum than pelagic ones (Marchand, 2001). The higher feeding activity in warm water temperatures and the higher final thermal preferenda of littoral individuals could reflect their long-term acclimation to the relatively warm temperatures of the littoral zone. Thus, if early arrival of littoral individuals on the spawning ground is related to their precocious gonadal maturation, this might be the result of their summer thermal history in the littoral zone.

The general objective of the present study was to characterize the summer thermal habitats of littoral and pelagic forms of brook charr using thermo-sensitive radio transmitters. Studies on the diel locomotor activity of brook charr showed that fish left their inshore position at dusk, were highly mobile during the night, and returned to their focal point at sunrise, suggesting diel movements between the feeding and resting areas (Bourke et al., 1996). Based on these results, the following hypothesis were tested: (1) littoral and pelagic individuals will exhibit a diel cycle in their ambient temperature due to their pattern of diel activity, (2) during the day, littoral and pelagic individuals will select comparable temperatures because of their similar needs for thermoregulation, (3) during the night, littoral individuals will experience warmer temperatures than pelagic ones because they feed in the littoral zone, and (4) littoral individuals will therefore be exposed to a warmer thermal budget than pelagic ones through the summer.

Materials and Methods

Study lake

The study was carried out in Lake Ledoux located in the Mastigouche Reserve (46°38'N, 79°15'W), Québec, Canada. This lake is a typical Canadian Shield lake with respect to surface area (11.9 ha), mean depth (5.5m), conductivity (21.3 $\mu\text{S cm}^{-1}$), dissolved oxygen, thermal stratification, and Secchi transparency (Magnan, 1988; Lacasse and Magnan, 1992). Brook charr is the only fish species present in this lake. The lake was closed to sport fishing during the study.

Transmitter attachment

At the beginning of June 2003, 25 littoral individuals and 25 pelagic ones were equipped with 4-g thermosensitive radio-transmitters (model ATS-F1970, Advanced Telemetry Systems, Minnesota, USA). Fish were captured with Alaska traps set in the littoral and pelagic zones. The traps were removed daily and only fish measuring more than 25 cm were retained due to weight constraint related to the transmitters.

Individuals were lightly anaesthetized with tricaine methanesulphonate (MS-222) before total length (± 0.5 mm) and pectoral fin length (± 0.01 mm) were measured using a measuring board and digital callipers, respectively. We only measured the pectoral fin length to reduce the handling time during transmitter attachment. The pectoral fin is the surest way to discriminate the two forms in this lake (Bourke et al., 1997; Dynes et al., 1999; Proulx and Magnan, 2002; Marchand et al., 2003; Proulx and Magnan, 2004; Magnan et al., in prep). The transmitter was attached externally under the dorsal fin using nylon monofilament threaded through muscular tissues at two points. The transmitter was placed on one side of the fish while the filament and fixation knot were kept away from the fish by a small rubber plate on the other side. A neoprene cushion was placed between the fish and the rubber plate to avoid lesions due to rubbing (Bourke et al., 1996, 1997). After transmitter attachment, the fish were held in a pelagic enclosure (3 m x 4 m x 6 m depth) for a period of four days. We released only those individuals that had completely recovered from the manipulations related to morphometric measurement and transmitter attachment ($n = 34$).

Temperature data

A temperature sensor (i.e., thermistor) inside the radio transmitters measured ambient temperature around the fish (hereafter referred to as selected temperature) and transmitted that information by changing the pulse rate of the transmitter. The accuracy of the measurement is typically $\pm 0.1^{\circ}\text{C}$. The selected temperatures of fish were picked up continuously by a radio receiver (model R2100, ATS, Minnesota, U.S.A.) connected to two loop antennas oriented perpendicularly and to a data logger (ATS-Data Collection computer, Minnesota, U.S.A.). The receiver, data logger, and antennas were fixed to a raft anchored in the centre of the lake. The data logger was programmed to record the selected temperature of fish every 30 min. However, the signal was captured only when the fish was in the detection range of the receiver, which was about 450 m. A total of 24 738 temperature data were recorded between 14 June and 31 July 2003.

We also measured the temperature profile of the lake on 31 occasions during the study period to interpret variations in fish selected temperatures. The water temperature was measured every 0.5 m depth in the center of the lake with a YSI Model 33 S-C-T temperature probe ($\pm 0.5^{\circ}\text{C}$). For the purpose of this study, we report the evolution of the epilimnion and metalimnion temperatures. The temperature of the hypolimnion was between 4.0 and 6.0°C throughout the study. The metalimnion, defined as the plane surface of the maximum rate of temperature decrease with respect to depth (Wetzel, 1983), was between 4 and 8 m depth while the epilimnion was defined as the thermal stratum over the metalimnion, from 0 to 4 m depth.

Statistical analysis

Classification of littoral and pelagic individuals

The classification of individuals into the littoral or pelagic category was done on the basis of the pectoral fin length adjusted for the individual's total length. Pectoral fin length was found to be the most discriminant character for differentiating littoral and pelagic brook charr from Lake Ledoux in six different studies using different data sets (Bourke et al., 1997; Dynes et al., 1999; Marchand et al., 2003; Proulx and Magnan, 2002; Proulx and Magnan, 2004; Magnan et al., in prep). The total and pectoral fin lengths were first log-transformed and then each measure was expressed as the deviation (residual) from the pooled within-group regression line describing the relationship between the pectoral fin length and total length (Reist, 1986). These residuals are considered to be approximately independent of fish size and should reflect the variation resulting from measurement error and the biological deviation of individuals from the predicted character length relationship (Kuhry and Marcus, 1977). When an individual had a pectoral fin residual lower than zero, it was considered as a pelagic and when it had a residual higher than zero, it was considered as a littoral (Figure 1). We classified 15 individuals as littoral and 19 as pelagic using this procedure.

Diel variations in selected temperature

The selected temperatures of fish were recorded from 14 June to 31 July 2003. We separated the whole sampling period into eight periods of six days (144 hours) (Table 1).

When more than one temperature data were available for an individual in a given hour, we used the mean temperature for that hour.

Bourke et al. (1996) showed that locomotor activity in adult brook charr was highest between 20:00 and 04:00 h. Thus, we compared the selected temperature of littoral and pelagic individuals between two time intervals: 08:00-16:00 h, hereafter referred to as “day” and 20:00-04:00 h, hereafter referred to as “night.” The periods from 04:00-08:00 and 16:00-20:00 were not considered because they are transitory (Bourke et al., 1996) and introduced noise in our day–night comparison. We used three measures of selected temperature to compare the thermal behaviour of littoral and pelagic brook charr between each time interval (day and night) and among the eight sampling periods: maximum selected temperature (MaxT), which corresponds to the mean of the maximum selected temperatures by individuals of each given form; mean selected temperature (MeanT), which corresponds to the mean temperatures selected by individuals of each given form; and minimum selected temperature (MinT), which corresponds to the mean of the minimum selected temperatures by individuals of each given form. We fitted both linear and non-linear regression models with the independent variable, day of the year (which we will refer to as “Day”) and Form (pelagic or littoral), with and without their interactions. The six following models were tested for each of the dependent variables MaxT, MeanT, and MinT:

- 1- Day
- 2- Day + Form
- 3- Day + Form + Day*Form

- 4- $\text{Day} + \text{Day}^2$
- 5- $\text{Day} + \text{Form} + \text{Day} * \text{Form} + \text{Day}^2$
- 6- $\text{Day} + \text{Form} + \text{Day} * \text{Form} + \text{Day}^2 + \text{Day}^2 * \text{Form}$

First-order and second-order polynomial functions were used to determine which of the linear or non-linear models best explained the variations in selected temperature throughout the summer. Durbin-Watson tests were used to detect autocorrelation in the errors (Tabachnick and Fidell, 2001). Residual scatter plots, normal probability plots, and partial residual plots were used to determine if the assumptions of the multiple regressions were satisfied (i.e., normality, linearity, and homoscedasticity of residuals). When autocorrelation occurred in a model, we used a time series intervention (autoregressive) model (Box and Tiao, 1965; 1975; Box and Jenkins, 1976; McDowall et al., 1980) using the procedure AUTOREG, available in the SAS statistical package (Brocklebank and Dickey, 1984). Model selection was based on Akaike's information criterion corrected for small sample size (AICc; Anderson et al., 2001). AICc values were used to select the most parsimonious model in terms of the number of parameters in the model. Since AICc treats model selection as a problem of optimization (rather than hypothesis testing), the comparison of AICc values does not test all hypotheses. In order to allow a quick comparison of the models, we computed the AICc differences (Δ_i) for all candidate models as;

$$\Delta_i = \text{AICc}_i - \min \text{AICc}$$

where $\min AICc$ is the smallest AICc value within a given set of models (Burnham and Anderson, 2002). The larger the Δ_i , the less plausible the model: models with $\Delta_i < 2$ have substantial support, those with $4 \leq \Delta_i < 7$ have considerably less support, and those with $\Delta_i \geq 10$ have essentially no support (Burnham and Anderson, 2002). In order to get a better estimation of the plausibility of each model as being the actual best model, Akaike (1983) suggested $\exp(-\Delta_i/2)$ as being the relative likelihood of the model. Burnham & Anderson (2002) normalized the following equation to a set of positive Akaike weights (w_i) where

$$w_i = \frac{\exp(-\Delta_i/2)}{\sum_{r=1}^R \exp(-\Delta_r/2)}$$

with the sum of all w_i in a set of models being equal to one. As Δ_i becomes larger, w_i becomes smaller, and it becomes increasingly less probable that model i is the best model given the design and sample size used. The Akaike weights thus allow one to obtain the relative plausibility of each fitted model.

Thermal budget of littoral individuals

For each given hour (i) of the study period, we determined the difference between the mean temperature of littoral and pelagic individuals ($\Delta_{T(L-P)i}$) as:

$$\Delta_{T(L-P)i} = T_{\text{mean Li}} - T_{\text{mean Pi}}$$

where $T_{\text{mean Li}}$ and $T_{\text{mean Pi}}$ are the mean temperatures of all littoral and all pelagic individuals at hour i , respectively. We then computed the sum of $\Delta T_{(L-P)i}$, hereafter referred to as the thermal budget of littoral individuals relative to the pelagic individuals ($TB_{(L-P)j}$), for each of the eight sampling periods (j) as

$$TB_{(L-P)j} = \sum_{i=1}^{144} \Delta T_{(L-P)ij}$$

Positive values of TB suggest that littoral individuals were exposed to warmer temperature than pelagic individuals during a given period and vice versa.

Results

Summer variations in water temperature

The temperature of the epilimnion increased and was variable from 16 June to 27 June (day of the year 167-178) while it remained around 21°C and was less variable for the rest of the study period (day of the year 179-212; Figure 2a). The temperature of the metalimnion was variable (by definition) and increased from 8 to 12°C through the study period (Figure 2b). These results indicate that the thermal stratification became established and stable from 27 June (day of the year 178).

Diel variations in selected temperature

Thermal diel patterns indicated that littoral and pelagic individuals exhibited diel cycles in their selected temperature (Figure 3). The mean selected temperature was lower around midnight and higher during the day (Figure 3). The amplitude of temperatures selected by individuals during night and day increased through summer, especially after thermal stratification was established (Figure 3).

The best model describing the mean selected temperature of brook charr during the day (MeanTday) is a linear function with the terms Day and Form (Table 2) and accounted for 47% of the variation (Table 3). The MeanTday of pelagic individuals was higher than that of littoral ones and increased through the summer (Figure 4c).

Like MeanTday, the minimum temperature selected by individuals during the day (MinTday) is best described by a linear function including the terms Form and Day (Table 2) and accounted for 39% of the variation (Table 3). The MinTday of pelagic individuals was also higher than that of littoral ones and increased through the summer in both forms (Figure 4e).

We did not fit a model for the maximum temperature selected by individuals during the day (MaxTday) because the condition of homoscedasticity was not met, even after data transformations. However, the variations of MaxTday followed the same patterns as MeanTday and MinTday (Figure 4a).

The best model for the mean selected temperature of brook charr during the night (MeanTnight) is a non-linear function including the terms Form, Day, Day², and the

interactions Form*Day and Form*Day2 (Table 2), which explained 42% of the variation (Table 3). This model indicates that littoral individuals selected warmer temperatures than pelagic ones after day of the year 180 (29 June; Figure 4d).

Models 5 and 6 (Table 2) were almost identical in their ability to explain the minimum temperature selected by individuals during the night (MinTnight). Model 5 was retained because it was the most parsimonious (i.e., it had fewer parameters; Table 2). The independent terms Form and Day2 were both significant and the model explained 27% of the variation (Table 3). The MinTnight of pelagic individuals was higher than that of littoral individuals for most of the sampling period (Figure 4f).

The best model explaining the maximum temperature selected by individuals during the night (MaxTnight) was a non-linear function including terms Day, Day2, and Form, with Form*Day marginally significant, and accounted for 37% of the variation (Table 3). As for MeanTnight, littoral individuals selected warmer maximum temperature than pelagic ones from day of the year 179 on (28 June; Figure 4b).

Thermal budget of littoral and pelagic individuals

During the first three sampling periods (14 June to 1 July), pelagic individuals had a thermal budget higher than that of littoral individuals (Figure 5). For the next three sampling periods (2 to 19 July), the littoral individuals had a thermal budget higher than pelagic individuals (Figure 5). Finally, pelagic individuals had a thermal budget higher than littoral ones for the last two sampling periods (25 to 31 July; Figure 5).

Discussion

Littoral and pelagic individuals exhibited diel cycles in their selected temperature during the entire sampling period, as predicted. Individuals of both forms tended to select warmer temperatures during the day and colder temperatures during night. Furthermore, selected models indicated that variations in $\text{MeanT}_{\text{day}}$ and MinT_{day} were linear during the day while variations in $\text{MaxT}_{\text{night}}$, $\text{MeanT}_{\text{night}}$, and $\text{MinT}_{\text{night}}$ were non-linear during the night. These different patterns of selected temperature suggest that individuals exhibited different behaviours during day and night.

Many studies have shown that salmonids can have distinct diurnal and nocturnal phases in their activity patterns (Matthews et al., 1994, Bourke et al., 1996; Young, 1999). For example, Matthews et al. (1994) observed that rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and brown trout (*Salmo trutta*) were significantly more active and had a significantly larger home range at night than during the day. Similarly, in a study on summer diel activity and movement of adult brown trout, Young (1999) found that individuals tended to be more active and to move longer distances during twilight and night than during the day. Finally, Bourke et al. (1996) observed that adult brook charr from Lake Ledoux displayed a strong site selection during daylight periods, remaining in the same area from day to day; at dusk, they left their inshore position; were highly active at dusk and during the night, and returned to their focal point at sunrise. Furthermore, the mean distance travelled by individuals from their daily focal point was much higher during the night than during the day. So, the pattern of locomotor activity observed by Bourke et al. (1996) suggests that individuals feed during the night and rest during the day, probably

for behavioural thermoregulation. Consequently, the pattern of selected temperatures observed in the present study should correspond to the same behaviours.

Our results indicate that pelagic individuals selected warmer temperatures than littoral ones during the day, suggesting that pelagic fish would need to thermoregulate at warmer temperature than littoral fish. It is well known that behavioural thermoregulation can optimize physiological processes such as digestion (Crawshaw, 1977). Brett (1971) observed that sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) exhibited behavioural thermoregulation in warmer temperatures after an intensive feeding period to increase digestion efficiency. Furthermore, higher temperatures increase the activity of digestive enzymes like proteases (Hofer, 1979) and increase the digestibility of food (Azevedo et al., 1998). If pelagic individuals fed mainly on planktonic prey during the night, they could optimize digestion by thermoregulating at higher temperatures than littoral fish during the day, since zooplankton is harder to digest and has a lower energetic value than the zoobenthos in this system (Magnan and Stevens, 1993; H  roux, 1998). Thus, thermoregulation in warmer temperatures during the day could increase the metabolic rate of pelagic individuals, thus allowing them to more efficiently digest planktonic prey. Given the range of optimum temperature of this species, 10-16   C (Wismer and Christie, 1987), there might have been a cost for pelagic individuals to thermoregulate at higher temperatures, explaining the lower temperatures selected by littoral individuals during the day. It is interesting to note that the increase in daily selected temperatures by both littoral and pelagic individuals through the summer follows the increase in metalimnion temperatures (Figure 2b; Figure 4a, 4c, and 4e) during the same period.

This would suggest that individuals acclimate to the metalimnion temperatures when thermoregulating.

Our results also indicated that littoral and pelagic individuals selected similar temperatures during the night from 14 to 29 June (day of the year 165 to 180) after which littoral individuals selected warmer temperatures than pelagic ones until the end of the study period. If the selected temperatures observed during the night are related to feeding activity, our results suggest that littoral and pelagic individuals foraged on the same food resource before day of the year 180 and then segregated into different thermal habitats to feed on distinct food resources (zoobenthos in the littoral zone and zooplankton in the pelagic one). Different studies have suggested that when benthic prey are abundant at the beginning of the growing season, the intensity of interspecific competition is low and fish use this food resource; when benthic organisms become scarcer, later in the summer, competition increases and species segregate into different feeding niches (Mittelbach, 1981; Persson, 1987; Tremblay and Magnan, 1991; Lacasse and Magnan 1992; Magnan et al., 1994). Studies on trophic polymorphism also found that segregation between forms disappears during periods of food abundance (Hindar and Jonsson, 1982; Malmquist et al., 1992). For example, this pattern has been observed in a population of dimorphic arctic charr in the Lake Vangsvatnet (Norway): benthic dwarf and pelagic normal morphs segregate with respect to food resources and habitats in late summer or early autumn when food is scarce compared to periods of food abundance (Hindar and Jonsson, 1982). It is thus possible that before day of the year 180, both forms selected similar temperatures because they converged on the same food resources while after this period they segregated into different niches (littoral and

pelagic zones) and consequently experienced different temperatures. Such a seasonal pattern in food segregation has been observed at the interspecific level (brook trout and white sucker) in the same system (Tremblay and Magnan, 1991; Lacasse and Magnan, 1992). This would suggest that the observed segregation in thermal habitat between littoral and pelagic brook trout occurs as a result of competition for food.

During the first three sampling periods (from 14 June to 1 July), pelagic individuals had a thermal budget higher than littoral ones. This result is difficult to explain given our original hypothesis, but it could be related to the fact that the temperature of the epilimnion was much more variable and warmed during this period. In contrast, during periods 4, 5, and 6 (from 2 to 19 July) littoral individuals had a higher thermal budget than pelagic ones. The beginning of period 4 corresponds to the time when littoral individuals started to select warmer temperatures than pelagic individuals during the night. The exposure of littoral individuals to a warmer thermal habitat during the night could have affected their gonad maturation since relatively high temperature may accelerate the rate of sexual development in some fish species (Breton et al., 1980a; 1980b; Gillet and Billard, 1981; Davies et al., 1986; Carscadden et al., 1997). In brook charr, the ova grow very little during the spring months, but starting in July, a large proportion start to grow rapidly and constitute the maturing ova that will be shed in the fall of the same year (Henderson, 1963; Power, 1980). For males, spermatogenesis proceeds rapidly from late June through early August (Power, 1980). It is well established that temperature and photoperiod are the most common cues initiating or controlling the rate of sexual development in some fish species (Bye, 1989). Henderson (1963) reported that temperature (8.5°C or 16.0°C) has no effect on gonad development

in brook charr exposed to natural illumination in laboratory experiments. However, this study showed that long day length (20 hours) promoted gametogenesis at 16.0°C while it was retarded at 8.5°C. At the latitude of Lake Ledoux, the beginning of July is the time of year when the photoperiod is the longest. Thus, the periods when littoral individuals experienced warmer temperature than pelagic ones coincided with the time of year with both rapid gonad maturation and long photoperiods. It is thus possible that the combination of these two factors cause the gonads of littoral individuals to grow more rapidly than those of the pelagic fish. During periods 7 and 8 (20 to 31 July), pelagic individuals accumulated a thermal budget higher than littoral ones. During these periods, the sample size decreased markedly, so the results are less reliable.

To date, no studies have considered the potential role of temperature in the evolution of trophic polymorphism. Based on the observed patterns of selected temperatures, our results suggest that both forms select similar temperatures at the beginning of the growing season while they segregate into different niches and consequently are exposed to different temperatures at the end of the summer. Since relatively high temperatures may accelerate the rate of sexual development, the summer thermal history of littoral individuals could contribute to accelerating gonad maturation. This could be related to their early arrival on the spawning ground and could contribute to the reproductive isolation between the two forms.

In a perspective of global warming, it is predicted that the water temperatures of Boreal Shield lakes will increase significantly and that the thermocline will become deeper in the ice-free season (Schindler et al., 1990). Consequently, cold water species might

disappear from small lakes where deepening of the thermocline would destroy the cold, oxygen-rich hypolimnion (Schindler et al., 1990; Jansen and Heisslein, 2004). If littoral individuals exhibit a better adaptation than pelagic individuals to a warm environment, they might have an advantage over the pelagic ones during this process. Differences in the gonadal maturation between the two forms could thus become more pronounced, leading to complete reproductive isolation.

Acknowledgments

We thank P. East, F. Dumoulin, D. Pouliot, R. Proulx, C. Fournier, and E. Drouin for their field assistance. We are also particularly grateful to Dr. A. Bertolo for his help with statistical analyses and comments on earlier versions of this paper. This research was supported by a grant from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) to P. Magnan. J. Adams was supported by post-graduate fellowship from the Fond Québécois de la Recherche sur la Nature et les Technologies.

References

- Akaike, H. 1983. Information measures and model selection. *International Statistical Institute* **44**: 277-291.
- Anderson, D. R., W. A. Link, D. H. Johnson, and K. P. Burnham. 2001. Suggestions for presenting the results of data analysis. *Journal of Wildlife Management* **65**: 373-378.

- Azevedo, P. A., C. Young Cho, S. Leeson, and D. P. Bureau. 1998. Effects of feeding level and water temperature on growth, nutrient and energy utilization and waste outputs of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquatic Living Resources* **11**: 227-238.
- Bourke, P., P. Magnan, and M. A. Rodriguez. 1996. Diel locomotor activity of brook charr, as determined by radiotelemetry. *Journal of Fish Biology* **49**: 1174-1185.
- Bourke, P., P. Magnan, and M. A. Rodriguez. 1997. Individual variations in habitat use and morphology in brook charr. *Journal of Fish Biology* **51**: 783-794.
- Bourke, P., P. Magnan, and M. A. Rodriguez. 1999. Phenotypic responses of lacustrine brook charr in relation to the intensity of interspecific competition. *Evolutionary Ecology* **13**: 19-31.
- Box, G. E. P. and G. C. Tiao. 1965. A change in level of non-stationary series. *Biometrika* **52**: 181-192.
- Box, G. E. P. and G. C. Tiao. 1975. Intervention analysis with applications to economic and environmental problems. *Journal of the American Statistical Association* **70**: 70-79.
- Box, G. E. P. and G. Jenkins. 1976. Time series analysis: forecasting and control. San Francisco: Holden-Day. 575 p.
- Breton, B., L. Horoszewicz, R. Billard, and K. Bieniarz. 1980a. Temperature and reproduction in tench: effect of a rise in the annual temperature regime on gonadotropin level, gametogenesis and spawning. I. The male. *Reproduction, nutrition, développement* **20**: 105-118.
- Breton, B., L. Horoszewicz, K. Bieniarz, and P. Epler. 1980b. Temperature and reproduction in tench: effect of a rise in the annual temperature regime on

- gonadotropin level, gametogenesis and spawning. II. The female. *Reproduction, nutrition, développement* **20**: 1011-1024.
- Brett, J. R. 1971. Energetic responses of salmon to temperature. A study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *American Zoologist* **11**: 99-113.
- Brocklebank, J. and D. A. Dickey. 1984. SAS views: SAS applied time series analysis and forecasting. Volume II. Cary: SAS Institute Inc.
- Burnham, K. P. and D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. 2nd ed., New York: Springer-Verlag. 488 p.
- Bye, V. J. 1989. The role of environmental factors in timing of reproductive cycles. In *Fish reproduction: strategies and tactics*. (Potts G. W. and Wootton R. J. eds.) pp. 187-205. London: Academic Press.
- Carscadden, J., B. S. Nakashima, and K. T. Frank. 1997. Effects of fish length and temperature on the timing of peak spawning in capelin (*Mallotus villosus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**: 781-787.
- Crawshaw, L. I. 1977. Physiological and behavioral reactions of fishes to temperature change. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **34**: 730-734.
- Davies, P. R., I. Hanyu, K. Furukawa, and M. Nomura. 1986. Effects of temperature and photoperiod on sexual maturation and spawning of the common carp. III. Induction of spawning by manipulating photoperiod and temperature. *Aquaculture* **52**: 137-144.

- Dynes, J., P. Magnan, L. Bernatchez, and M. A. Rodriguez. 1999. Genetic and morphological variation between two forms of lacustrine brook charr. *Journal of Fish Biology* **54**: 955-972.
- Gillet, C. and R. Billard. 1981. Effects of temperature, photoperiod and food on the plasma and pituitary gonadotropic hormones and on the gametogenesis in the gold fish. *Cahier Laboratoire hydrobiologie Montereau* **11**: 41-48.
- Henderson, N. E. 1963. Influence of light and temperature on reproductive cycle of the Eastern brook trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **20**: 859-897.
- Héroux, D. 1998. Mécanismes impliqués dans le déplacement de niche alimentaire de l'omble de fontaine, *Salvelinus fontinalis*, dans les lacs du plateau laurentien. Ph.D. Thesis. Université du Québec à Montréal.
- Hindar, K. and B. Jonsson. 1982. Habitat food segregation of dwarf and normal Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from Vangsvatnet Lake, western Norway. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **39**: 1030-1045.
- Hoffer, R. 1979. The adaptation of digestibility enzymes to temperature, season and diet in roach, *Rutilus rutilus* and rudd *Scardinius erythrophthalmus*; proteases. *Journal of Fish Biology* **15**: 373-379.
- Jansen, W. and R. H. Hesslein. 2004. Potential effects of climate warming on fish habitats in temperate zone lakes with special reference to Lake 239 of the Experimental Lakes Area (ELA), North-Western Ontario. *Environmental Biology of Fishes* **70**: 1-22.
- Jonsson, B. and N. Jonsson. 2001. Polymorphism and speciation in Arctic charr (review paper). *Journal of Fish Biology* **58**: 605-638.

- Kuhry, B. and L. F. Marcus. 1977. Bivariate linear models in biometry. *Systematic Zoology* **26**: 201-209.
- Lacasse, S. and P. Magnan. 1992. Biotic and abiotic determinants of the diet of brook trout, *Salvelinus fontinalis*, in lakes of the Laurentian Shield. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **49**: 1001-1009.
- Magnan, P. 1988. Interactions between brook charr and nonsalmonid species: ecological shift, morphological shift, and their impact on zooplankton communities. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **45**: 999-1009.
- Magnan, P. and E. D. Stevens. 1993. Pyloric caecal morphology of brook charr, *Salvelinus fontinalis*, in relation to diet. *Environmental Biology of Fishes* **36**: 205-210.
- Magnan, P., M. A. Rodriguez, P. Legendre, and S. Lacasse. 1994. Dietary variation in a freshwater fish species: relative contribution of biotic interactions, abiotic factors, and spatial structure. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **51**: 2856-2865.
- Malmquist, H. J., S. S. Snorrason, S. Skulason, B. Jonsson, O. T. Sandlund, and P. M. Jonasson. 1992. Diet differentiation in polymorphic Arctic charr in Thingvallavatn, Iceland. *Journal of Animal Ecology* **61**: 21-35.
- Marchand, F. 2001. Facteurs biotiques et abiotiques influençant l'activité et les coûts énergétiques associés à l'alimentation chez les juvéniles (1+) de l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*). Ph.D. Thesis. Université du Québec à Montréal.
- Marchand, F., P. Magnan, and D. Boisclair. 2003. Differential time budgets of two forms of juvenile brook charr in the open-water zone. *Journal of Fish Biology* **63**: 687-698.

- Matthews, K. R., N. H. Berg, and D. L. Azuma. 1994. Cool water formation and trout habitat use in a deep pool in the Sierra Nevada, California. *Transactions of the American Fisheries Society* **123**: 549-564.
- McDowall, D., R. McCleary, E. E. Meidinger, and R. A. Hay. 1980. Interrupted time series analysis. Beverly Hills: Sage Publications. 96 p.
- McLaughlin, R. L. 2001. Behavioral diversification in brook charr: adaptative responses to local conditions. *Journal of Animal Ecology* **70**: 325-337.
- Mittlebach, G. G. 1981. Patterns of invertebrate size and abundance in aquatic habitats. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **38**: 896-904.
- Persson, L. 1987. The effects of resource availability and distribution on size class interactions in perch, *Perca fluviatilis*. *Oikos* **48**: 148-160.
- Power, G. 1980. The brook charr, *Salvelinus fontinalis*. In *Charrs: Salmonid Fishes of the Genus Salvelinus*. (Balon E. K. ed.) pp. 141-203. The Hague: Dr. W. Junk Publishers.
- Proulx, R. and P. Magnan. 2002. Physiological performance of two forms of lacustrine brook charr, *Salvelinus fontinalis*, in the open-water habitat. *Environmental Biology of Fishes* **64**: 127-136.
- Proulx, R. and P. Magnan. 2004. Contribution of phenotypic plasticity and heredity to the trophic polymorphism of lacustrine brook charr (*Salvelinus fontinalis* M.). *Evolutionary Ecology Research* **6**: 503-522.
- Reist, J. D. 1986. An empirical evaluation of coefficients used in residual and allometric adjustment of size covariation. *Canadian Journal of Zoology* **64**: 1363-1368.

- Ridgway, M. S. and J. D. McPhail. 1984. Ecology and evolution of sympatric sticklebacks (*Gasterosteus*): mate choice and reproductive isolation in Enos Lake. *Canadian Journal of Zoology* **62**: 1813-1818.
- Robinson, B. W. and D. S. Wilson. 1994. Character release and displacement in fishes: a neglected literature. *The American Naturalist* **144**: 596-617.
- Schindler, D. W., K. G. Beaty, E. J. Fee, D. R. Cruikshank, E. R. DeBruyn, D. L. Findlay, G. A. Linsey, J. A. Shearer, M. P. Stainton, and M. A. Turner. 1990. Effects of climatic warming on lakes of the central boreal forest. *Science* **250**: 967-970.
- Schluter, D. 1995. Adaptive radiation in sticklebacks: trade-offs in feeding performance and growth. *Ecology* **76**: 82-90.
- Skulason, S. and T. B. Smith. 1995. Resource polymorphisms in vertebrates. *Trends in Ecology and Evolution* **10**: 366-370.
- Smith, T. B. and S. Skulason. 1996. Evolutionary significance of resource of polymorphism in fishes, amphibians, and birds. *Annual Review of Ecological Systematics* **27**: 111-33.
- Tabachnick, B. G. and L. S. Fidell. 2001. Using multivariate statistics. 4th ed. Boston: Allyn and Bacon. 966 p.
- Taylor, E. B. and P. Bentzen. 1993. Evidence for multiple origins and sympatric divergence of trophic ecotypes of smelt (*Osmerus*) in North America. *Evolution* **47**: 813-832.
- Tremblay, S. and P. Magnan. 1991. Interactions between two distantly related species, brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and white sucker (*Catostomus commersoni*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **48**: 857-867.

- Venne, H. and P. Magnan. 1995. The impact of intra- and interspecific interactions on young-of-the-year brook charr, in temperate lakes. *Journal of Fish Biology* **46**: 669-686.
- Wetzel, R. G. 1983. Limnology. 2nd ed. Philadelphia: Saunders College Publishing. 767 p.
- Wisner, D. A. and A. E. Christie. 1987. Temperature relationships of Great Lakes fishes: a data compilation. *Great Lakes Fishery Commission Special Publication* **87-3**.
- Young, M. K. 1999. Summer diel activity and movements of adult brown trout in high-elevation streams in Wyoming, U.S.A. *Journal of Fish Biology* **54**: 181-189.

Table 1: Description of the eight sampling periods used in some statistical analysis

Period	Day of the year	Date
1	165-170	14–19 June
2	171-176	20–25 June
3	177-182	26 June – 1 July
4	183-188	2 –7 July
5	189-194	8–13 July
6	195-200	14–19 July
7	201-206	20–25 July
8	207-212	26–31 July

Table 2: Results of Akaike's information criterion-based model selection (see text). The number of parameters used in the model (K), Akaike's information criterion corrected for small sample size (AIC_c), AIC_c differences (Δ_i), and Akaike weights (w_i) are shown. The bold characters indicate the selected models. Models were ranked by Δ_i . MeanT, MinT, and MaxT are the mean, minimum, and maximum selected temperatures by brook charr respectively. MaxT during the day (MaxTday) was not modeled because the condition of homoscedasticity was not met.

Dependent variable	Model number	K	AIC_c	Δ_i	w_i
Day					
MeanT _{day} (°C)	2	5	207.3023	0.0	0.52257
	1	4	209.7211	2.1	0.18116
	3	6	209.8786	2.3	0.16744
	4	5	211.9796	4.3	0.05945
	5	7	212.2073	4.6	0.05226
	6	8	214.4399	6.8	0.01712
MinT _{day} (°C)	2	5	239.9246	0.0	0.64189
	3	6	242.0186	2.1	0.22530
	5	7	244.2695	4.3	0.07311
	1	4	246.2365	6.3	0.02734
	6	8	246.5698	6.6	0.02315
	4	5	248.4119	8.5	0.00921

	Night				
MaxT _{night} (°C)	5	7	298.1225	0.0	0.53463
	6	8	299.9655	1.8	0.21274
	4	5	300.2272	2.1	0.18665
	3	6	304.0706	5.9	0.02732
	2	5	304.6829	6.6	0.02011
	1	4	304.8461	6.7	0.01854
MeanT _{night} (°C)	6	8	216.3613	0.0	0.69128
	5	7	219.3627	3.0	0.15413
	4	5	220.1331	3.8	0.10486
	1	4	223.6387	7.3	0.01817
	3	6	223.8530	7.5	0.01633
	2	5	223.9926	7.6	0.01522
MinT _{night} (°C)	6	7	237.8363	0.0	0.48521
	5	6	237.9328	0.1	0.46236
	4	5	242.3158	4.5	0.05167
	2	5	251.8785	14.0	0.00043
	1	4	253.5245	15.7	0.00019
	3	6	254.1619	16.3	0.00014

Table 3: Best models describing the different selected temperature. Estimate, standard error of the estimate, p, and R^2 are given for each model. Definitions of MeanT, MinT, and MaxT are given in the caption of Table 2.

Dependent variable	Model number	Independent term	Estimate	Standard Error	P	R ²
Day						
MeanT _{day} (°C)	2	Form	0.5359	0.2456	0.0317*	0.4718
		Day	0.0314	0.0083	0.0003*	
MinT _{day} (°C)	2	Form	0.6171	0.2010	0.0028*	0.3855
		Day	0.0380	0.0072	< 0.0001*	
Night						
MaxT _{night} (°C)	5	Form	-0.7041	0.3510	0.0479*	0.3727
		Day	0.0386	0.0180	0.0347*	
		Form*Day	-0.0501	0.0260	0.0570	
		Day ²	-0.0032	0.0011	0.0033*	
MeanT _{night} (°C)	6	Form	-1.0581	0.3197	0.0014*	0.4213
		Day	0.0126	0.0109	0.2543	

		Form*Day	-0.0320	0.0157	0.0448*	
		Day ²	-0.0037	0.0009	< 0.0001*	
		Form*Day ²	0.0031	0.0012	0.0126*	
MinT _{night} (°C)	5	Form	0.4918	0.1716	0.0052*	0.2719
		Day	-0.0070	0.0089	0.4382	
		Form*Day	0.0003	0.0126	0.9813	
		Day ²	-0.0025	0.0005	< 0.0001*	

Figure captions

Figure 1: Distribution of the adjusted length of pectoral fins of individuals caught in the littoral (a) and pelagic (b) zones. The dashed line represents the threshold separating littoral (long pectoral fin) and pelagic (short pectoral fin) individuals.

Figure 2: Mean water temperature of the epilimnion (a) and the metalimnion (b) over the sampling period.

Figure 3: Diel patterns of temperatures selected by littoral (●) and pelagic (×) individuals for the eight study periods. Each point represents the mean temperature of all individuals (littoral or pelagic) for a given hour. Time 0 is midnight.

Figure 4: MaxT (a, b), MeanT (c, d), and MinT (e, f) of littoral (●) and pelagic (×) individuals during the day and the night. The curves (linear and lowess) are fitted for littoral (solid lines) and pelagic (dashed lines) individuals. Definitions of MaxT, MeanT, and MinT are given in caption of Table 2.

Figure 5: Thermal budget (TB) of littoral individuals relative to the pelagic ones for the eight study periods. Positive values of TB suggest that littoral individuals were exposed to warmer temperatures than pelagic individuals during a given period and vice versa (see text).

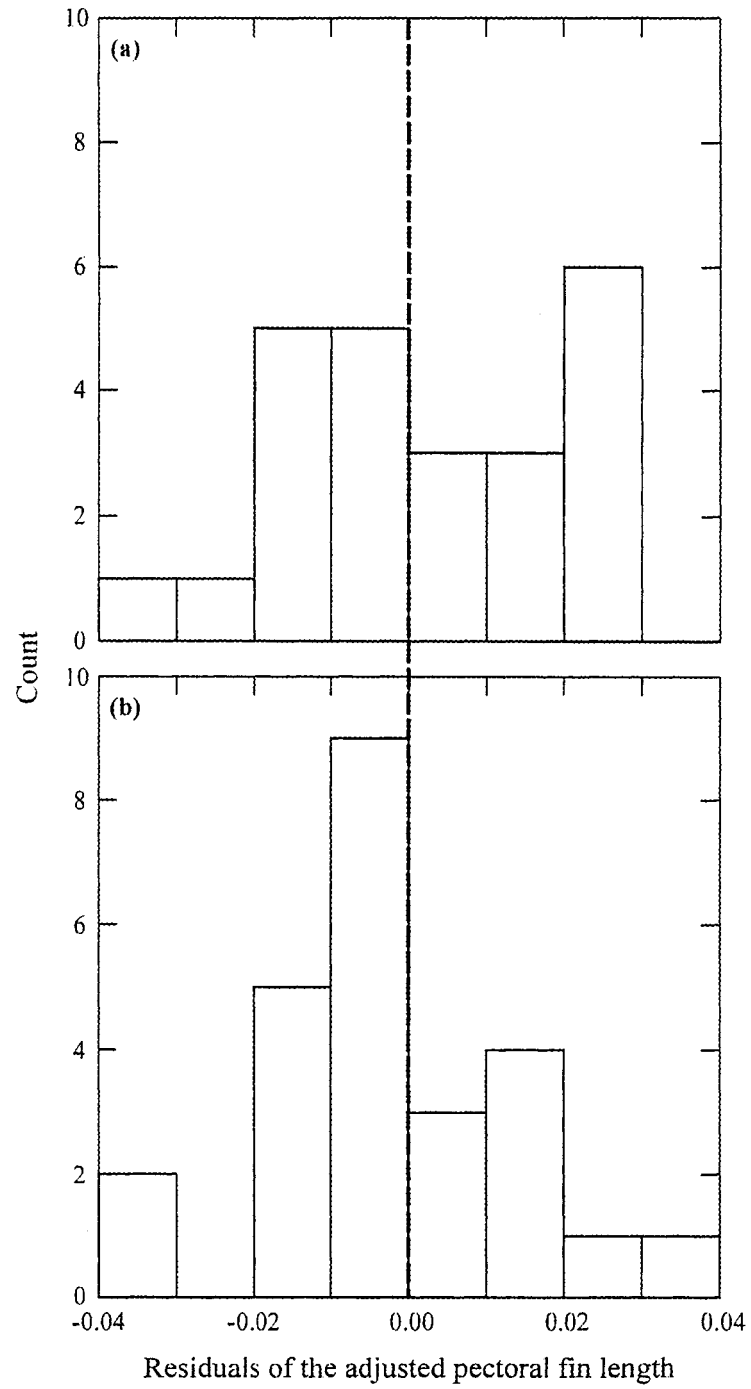


Figure 1

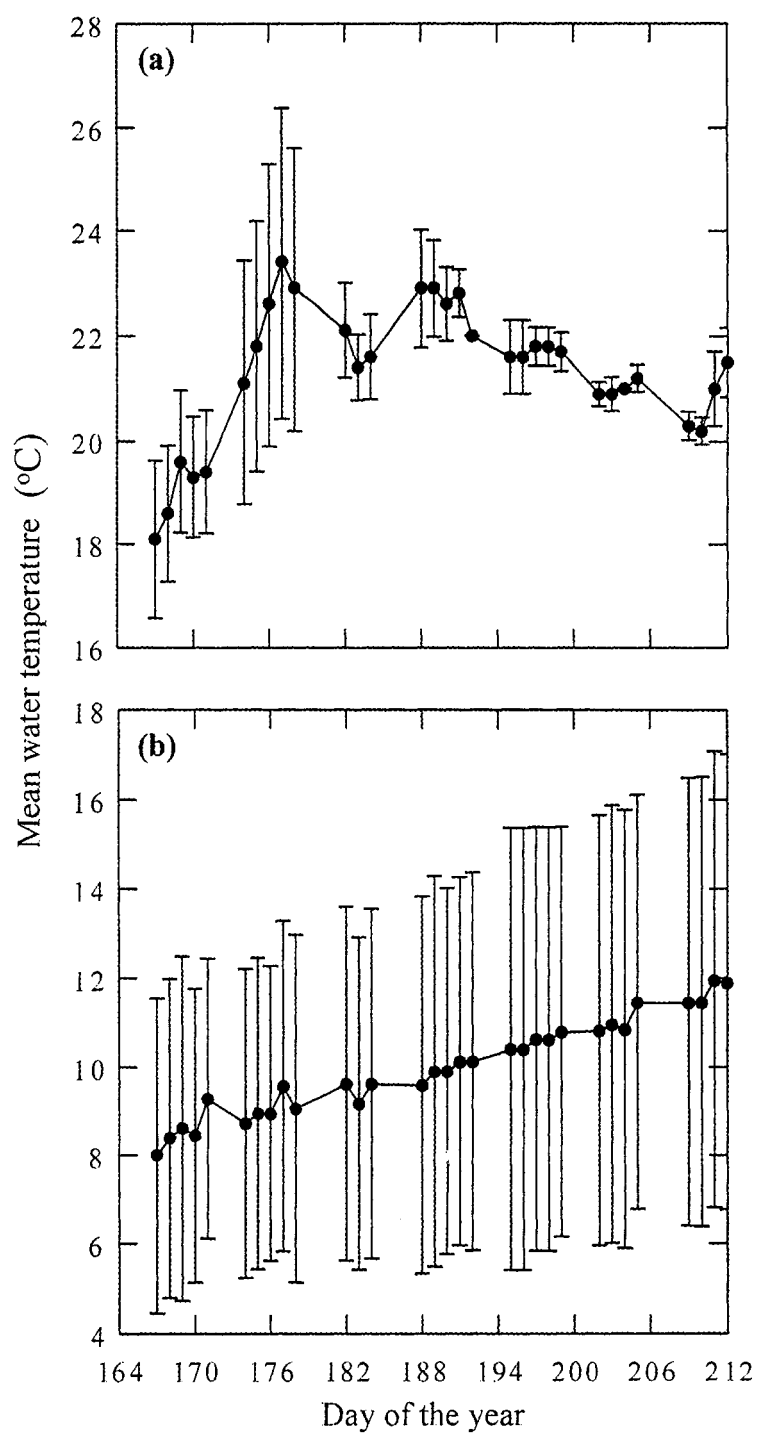


Figure 2

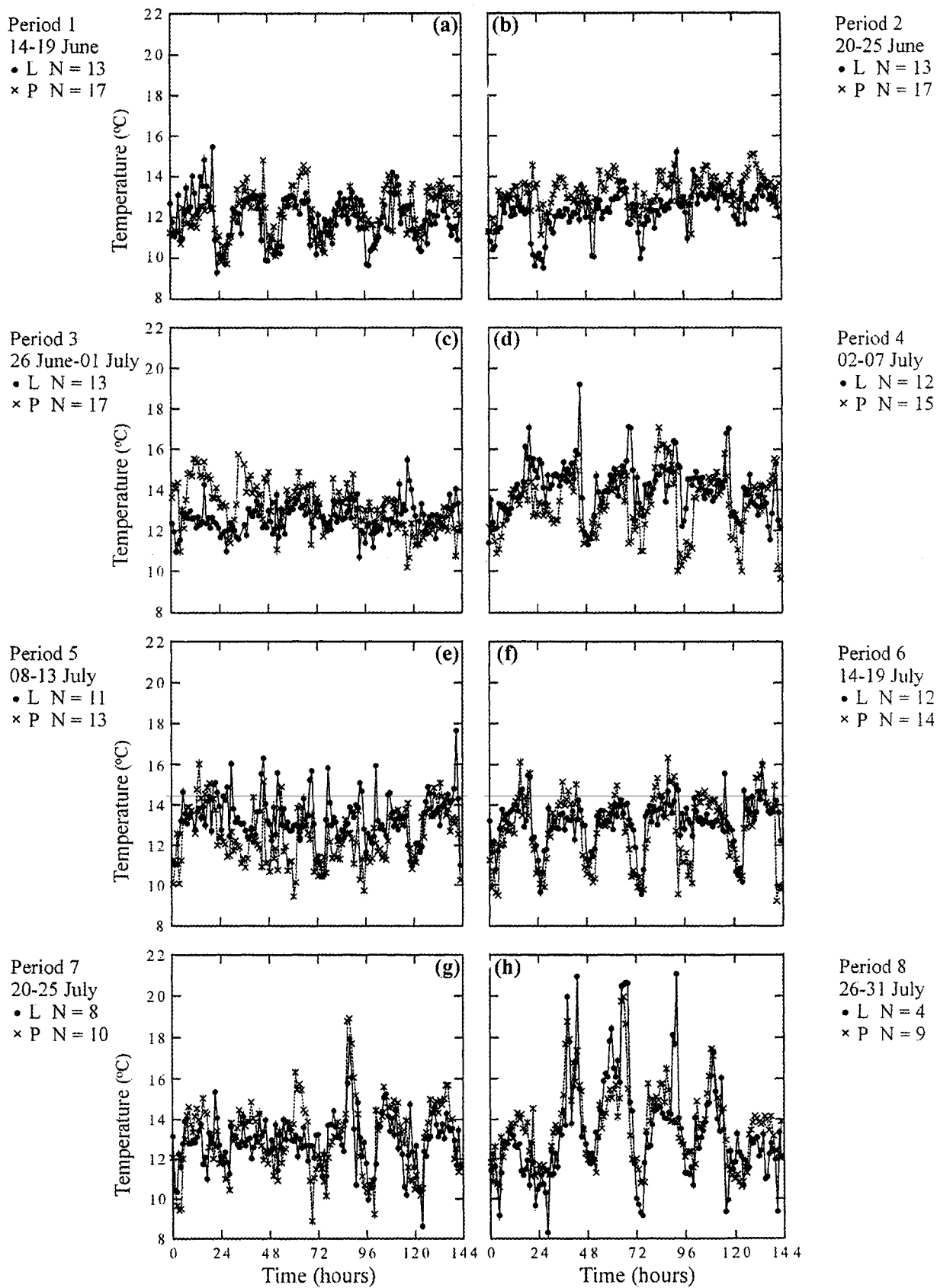


Figure 3

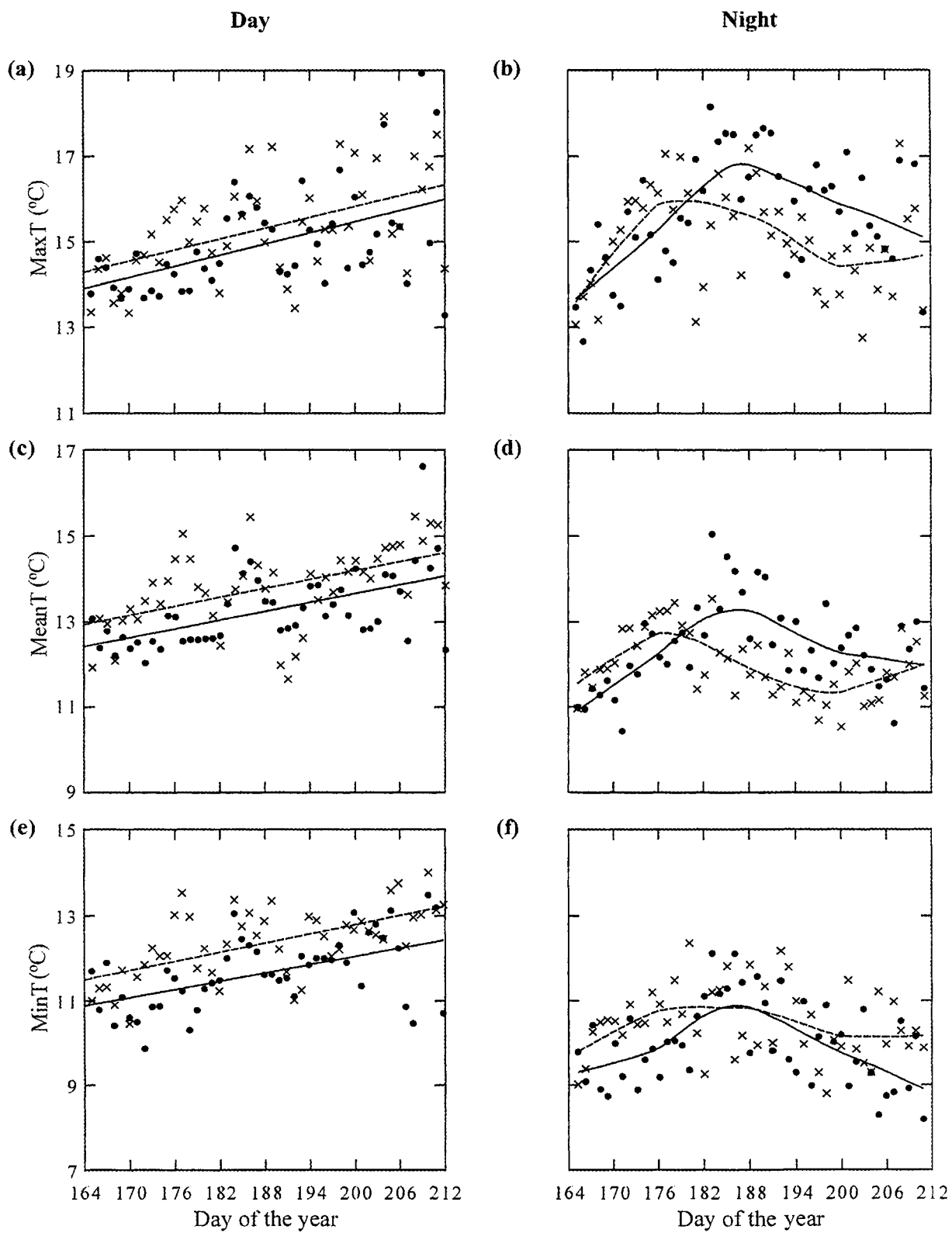


Figure 4

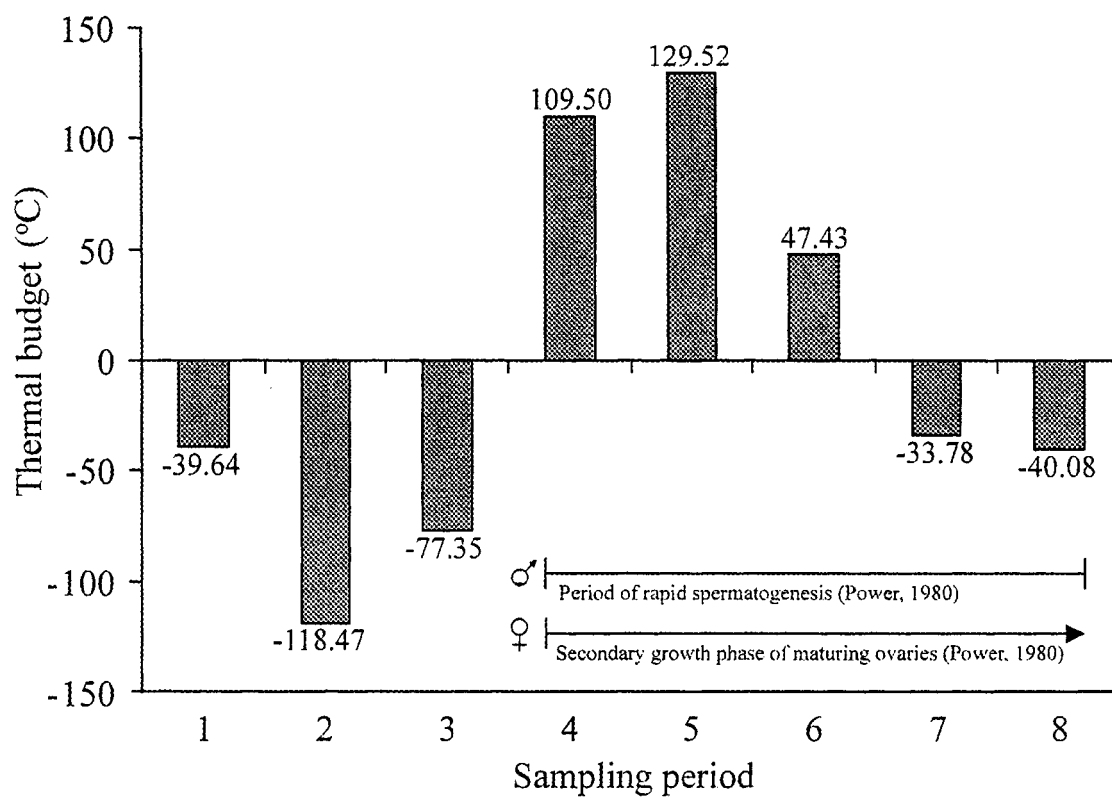


Figure 5

RÉSUMÉ DÉTAILLÉ EN FRANÇAIS

Introduction

Le polymorphisme trophique se définit par l'occurrence de formes intraspécifiques distinctes, occupant des niches écologiques différentes (Skulason et Smith, 1995). Ce phénomène serait particulièrement répandu chez les poissons occupant les lacs où la diversité spécifique est pauvre et où l'on retrouve des niches benthiques et pélagiques bien définies (Robinson et Wilson, 1994; Schluter, 1995; Skulason et Smith, 1995). Dans les lacs de l'hémisphère nord, certaines populations de poissons se caractérisent par la présence d'individus de forme benthique (forme littorale) et limnétique (forme pélagique) (Robinson et Wilson, 1994; Schluter, 1995; Skulason et Smith, 1995). Ces formes affichent généralement des différences morphologiques, comportementales et physiologiques permettant ainsi aux individus d'exploiter efficacement leur habitat respectif (zone littorale vs zone pélagique) (Shluter, 1995; McLaughlin, 2001; Proulx et Magnan, 2002). Le polymorphisme trophique est souvent accompagné par l'évolution d'un isolement reproducteur entre les formes (Skulason et Smith, 1995; Smith et Skulason, 1996). Une ségrégation temporelle et/ou spatiale a été observée au moment de la période de reproduction chez plusieurs espèces polymorphiques tels que l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus*) (Jonsson et Jonsson, 2001), l'éperlan arc-en-ciel (*Osmerus mordax*) (Taylor et Bentzen, 1993) et l'épinoche à trois épines (*Gasterosteus aculeatus*) (Ridgway et McPhail, 1984). L'évolution d'un isolement reproducteur entre les formes accompagnant le polymorphisme trophique pourrait représenter une étape importante dans le processus de la spéciation sympatrique (Skulason et Smith, 1995; Smith et Skulason, 1996).

Des études antérieures réalisées dans les lacs du bouclier canadien indiquent que l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) affiche un polymorphisme trophique où des individus sont mieux adaptés à se nourrir dans la zone littorale alors que d'autres sont mieux adaptés à se nourrir dans la zone pélagique (Venne et Magnan, 1995; Bourke et al., 1997, 1999; Proulx et Magnan, 2002; Proulx et Magnan, 2004). Les formes littorales et pélagiques présentent des différences morphologiques, comportementales, physiologiques et dans le cas d'un lac en particulier, des différences génétiques (Vennes et Magnan, 1995; Bourke et al., 1997, 1999; Proulx et Magnan, 2002; Proulx et Magnan, 2004).

Des travaux récents sur les frayères du lac Ledoux indiquent qu'il y a une ségrégation temporelle entre les formes lors de la période de reproduction: les individus littoraux frayent dans les deux premières semaines de la période de reproduction alors que les individus pélagiques frayent dans les deux dernières semaines (Magnan et al., données non publiées). Il est bien connu dans la littérature que le développement sexuel de certaines espèces de poisson peut être accéléré suite à l'exposition des individus à des températures relativement chaudes (Breton et al., 1980a, 1980b; Gillet et Billard, 1981; Davies et al., 1986; Carscadden et al., 1997). Des expériences sur le terrain dans des enclos en zone pélagique ont montré que les individus littoraux allouaient plus de temps à se nourrir et exécutaient plus d'attaques en eau chaude que les individus pélagiques (Marchand et al., 2003). De plus, des expériences en laboratoires réalisées avec des poissons récemment apportés du lac Ledoux (acclimatation courte aux conditions de laboratoire) ont montré que les individus littoraux avaient un préférendum thermique significativement plus élevé que celui des individus pélagiques (Marchand, 2001).

L'activité plus élevée en eau chaude liée à l'alimentation, de même que le préférendum thermique plus élevé des individus littoraux en comparaison aux individus pélagiques, pourraient refléter l'acclimatation des individus littoraux aux températures plus chaudes rencontrées dans la zone littorale. Ainsi, la fréquentation d'un habitat thermique plus chaud par les individus littoraux lors de la période estivale pourraient contribuer à accélérer la maturation des gonades de ces derniers et conséquemment expliquer leur arrivée précoce sur les sites de fraye.

L'objectif général de la présente étude était de caractériser l'habitat thermique estival des formes littorales et pélagiques au moyen d'émetteurs thermosensibles. Une étude antérieure portant sur l'activité locomotrice de l'omble de fontaine a démontré qu'au coucher du soleil, les individus quittaient leur endroit préférentiel pour entrer dans une période d'activité nocturne caractérisée par de longs déplacements. À l'aube, les individus retournaient à leur site préférentiel démontrant ainsi un patron d'activités journalières entre les aires d'alimentation et leur site préférentiel (Bourke et al., 1996a, 1996b). Sur la base de ces résultats, les hypothèses suivantes ont été testées: (1) les individus littoraux et pélagiques démontreront un comportement cyclique journalier dans leur sélection de température dû à leur patron d'activité (2) durant le jour, les individus littoraux et pélagiques sélectionneront des températures similaires pour des besoins de thermorégulation (3) durant la nuit, les individus littoraux expérimenteront des températures plus chaudes que les individus pélagiques dû à leur alimentation dans la zone littorale (4) à la fin de l'été, les individus littoraux auront un budget thermique plus élevé que les individus pélagiques.

Matériel et méthodes

Lac à l'étude

L'expérimentation s'est effectuée sur le lac Ledoux (Réserve Mastigouche; 46°38'N, 73°15'W), Québec (Canada). L'omble de fontaine est la seule espèce présente dans ce lac. Durant la période d'expérimentation, le lac était fermé à la pratique de la pêche sportive ainsi qu'à toutes autres formes d'exploitation.

Pose de l'émetteur

Au début du mois de juin 2003, 25 individus littoraux et 25 individus pélagiques mesurant plus 25 cm ont été munis individuellement d'un émetteur thermosensible (modèle ATS-F1970, Advanced Telemetry System, Minnessota, U.S.A.). Les poissons ont été capturés au moyen de filets trappes Alaska installés dans la zone littorale et pélagique du lac.

Après avoir légèrement anesthésié le poisson à l'aide de méтанosulphonate de tricaine (MS-222), des mesures morphologiques telles que la longueur totale (± 0.5 mm) et la longueur de la nageoire pectorale (± 0.01 mm) ont été mesurées respectivement au moyen d'une planche à mesurer et d'un vernier électronique. L'émetteur a été fixé le long de la nageoire dorsale au moyen de monofilament passant dans la musculature dorsale en deux points précis à l'aide d'une aiguille épidermique. Suite à la pose de l'émetteur, le poisson était immédiatement mis dans un enclos de rétention pélagique

pour une période de quatre jours. Seuls les individus qui avaient complètement récupéré des manipulations (prise des mesures morphologiques et pose de l'émetteur) ont été relâchés ($n = 34$).

Données de températures

Les données de température sélectionnée par les individus ont été enregistrées de façon continue au moyen d'un receveur radio (model R2100, ATS, Minnessota, U.S.A.) connecté à deux antennes et à un enregistreur de données (ATS-Data Collection ordinateur, Minnessota, U.S.A.). Le receveur, l'enregistreur de données ainsi que les deux antennes étaient fixés sur un radeau ancré au centre du lac. L'enregistreur de données était programmé pour enregistrer la température sélectionnée des poissons toutes les 30 minutes. Le signal des émetteurs était cependant capté uniquement lorsque le poisson était dans le rayon de détection des antennes soit environ 450 m. Un total de 24 738 données de température ont été enregistrées entre le 14 juin et le 31 juillet 2003.

Le profil thermique du lac fut mesuré à 31 occasions durant la période d'échantillonnage afin de permettre une interprétation de la variation de sélection de température des individus. La température de l'eau a été mesurée au centre du lac à tous les 0,5 m de profondeur au moyen d'une sonde (YSI, Model 33 S-C-T; ± 0.2 - 0.7 °C).

Analyses statistiques

Classification des individus littoraux et pélagiques

La classification des individus dans les catégories littoral et pélagique s'est effectuée sur la base de la longueur de la nageoire pectorale. La distribution des résidus obtenus de la régression linéaire simple résultant de la relation entre la longueur de la nageoire pectorale et la longueur totale des individus, fut utilisée pour classer les individus. Lorsqu'un individu avait un résidu inférieur à zéro, ce dernier était considéré comme un individu "pélagique" et lorsqu'un individu avait un résidu supérieur à zéro, il était considéré comme un individu "littoral" (Figure 1). Cette procédure nous a permis de classer 15 individus comme étant littoraux et 19 comme étant pélagiques.

Variations journalières dans la sélection de température

Les données de température sélectionnée par les individus ont été enregistrées du 14 juin au 31 juillet 2003. Nous avons séparé la période d'échantillonnage en huit périodes de six jours (144 heures) (Tableau 1). Lorsque qu'un individu avait plusieurs données de température pour une heure donnée, nous avons utilisé la moyenne.

Nous avons comparé la température sélectionnée des individus littoraux et pélagiques en deux intervalles de temps soit le jour (0800-1600 heures) et la nuit (2000-0400 heures). Afin de comparer le comportement thermique des individus littoraux et pélagiques entre les deux intervalles de temps (jour et nuit) ainsi qu'entre les huit périodes, nous avons utilisé trois mesures de sélection de température: la température maximum sélectionnée (MaxT), la température moyenne sélectionnée (MoyT) et la température minimum sélectionnée (MinT). Nous avons réalisé des modèles de régression linéaire et non linéaire, avec les variables indépendantes jour de l'année (Jour) et Forme (littorale ou

pélagique), avec et sans interaction. Les six modèles suivants furent testés pour chacune des variables dépendantes MaxT, MeanT et MinT:

- 1- Jour
- 2- Jour + Forme
- 3- Jour + Forme + Jour*Forme
- 4- Jour + Jour²
- 5- Jour + Forme + Jour*Forme + Jour²
- 6- Jour + Forme + Jour*Forme + Jour² + Jour²*Forme

Nous avons utilisé des tests de Durbin-Watson pour détecter la présence d'autocorrélation dans les erreurs (Tabachnick et Fidell, 2001). Lorsqu'il y avait présence d'autocorrélation dans un modèle, nous avons utilisé un modèle d'intervention de série temporelle (angl.: time series intervention (autoregressive) model) (Box et Tiao 1965, 1975, Box et Jenkins 1976, McDowall et al., 1980) au moyen de la procédure AUTOREG disponible dans le logiciel statistique SAS (Brocklebank et Dickey, 1984). La sélection des modèles s'est effectuée sur la base des critères d'informations d'Akaike corrigés pour les petits échantillons (AICc; Anderson et al., 2001). Les valeurs d'AICc ont été utilisées afin de sélectionner le modèle le plus parcimonieux qui fournissait une description adéquate des données tout en ayant un nombre minimal de paramètres. Afin de comparer les modèles, nous avons calculé les AICc différentiels (Δ_i) pour tous les modèles candidats de la façon suivante:

$$\Delta_i = AICc_i - \min AICc$$

où $\min AICc$ est la plus petite valeur d'AICc obtenue dans l'ensemble des modèles testés. Les modèles dont la valeur de Δ_i est < 2 sont considérés comme des modèles ayant un support substantiel (Burnham et Anderson, 2002). Dans le but d'obtenir une meilleure mesure de la plausibilité des modèles sélectionnés, nous avons utilisé l'équation normalisée de Burnham et Anderson (2002) qui permettait d'obtenir une valeur positive du poids de la valeur d'Akaike:

$$w_i = \frac{\exp(-\Delta_i/2)}{\sum_{r=1}^R \exp(-\Delta_r/2)}$$

où la somme des w_i des modèles réalisés est égale à un. Ainsi, plus Δ_i est grand, plus w_i devient petit et il devient alors de moins en moins probable que le modèle i soit considéré comme étant meilleur modèle sélectionné.

Budget thermique des individus littoraux

Pour chacune des heures (i) d'une période donnée, nous avons effectué la différence entre la température moyenne des individus littoraux et pélagiques ($\Delta_{T(L-P)i}$) de la façon suivante:

$$\Delta_{T(L-P)i} = T_{\text{moy Li}} - T_{\text{moy Pi}}$$

où $T_{\text{moy Li}}$ et $T_{\text{moy Pi}}$ correspondent à la température moyenne de tous les individus littoraux et de tous les individus pélagiques à l'heure (i). Nous avons ensuite calculé la

somme des $\Delta T_{(L-P)i}$, appelée « budget thermique des individus littoraux par rapport aux individus pélagiques » ($BT_{(L-P)j}$), pour chacune des huit périodes (j) de la façon suivante:

$$BT_{(L-P)j} = \sum_{i=1}^{144} \Delta T_{(L-P)ij}$$

Les valeurs positives du BT suggèrent que les individus littoraux ont été exposés à des températures plus chaudes que les individus pélagiques durant une période donnée et vice versa.

Résultats

Variations estivales de la température

À partir du 16 juin jusqu'au 27 juin (jour de l'année 167-168), la température de l'épilimnion était variable et en période de réchauffement. Par la suite, la température de l'épilimnion s'est stabilisée autour de 21 °C et ce, pour le restant de la période d'échantillonnage (jour de l'année 179-212; Figure 2a). La température du métalimnion a été très variable (par définition) et a augmenté de 8 à 12 °C au cours de la période d'échantillonnage (Figure 2b). Ces résultats indiquent que la stratification thermique du lac est devenue stable et établie à partir du 27 juin (jour de l'année 178).

Variations journalières dans la sélection de température

Les patrons thermiques obtenus indiquent que les individus littoraux et pélagiques démontrent un cycle journalier dans leur sélection de température (Figure 3). La température moyenne sélectionnée par l'ensemble des individus était plus froide vers minuit et plus chaude durant le jour (Figure 3).

Le meilleur modèle expliquant la température moyenne sélectionnée par les individus durant le jour (MoyTjour) est une fonction linéaire, comprenant les termes Jour et Forme (Tableau 2) et explique 47 % de la variation (Tableau 3). La MoyTjour des individus pélagiques était plus chaude que celle des individus littoraux et a augmenté tout au long de l'été (Figure 4c).

Tout comme pour la MoyTjour, la température minimum sélectionnée par les individus durant le jour (MinTjour) est expliquée par une fonction linéaire incluant les termes Forme et Jour (Tableau 2). Le pourcentage de variation expliqué par ce modèle était de 39 % (Tableau 3). La MinTjour des individus pélagiques était également plus chaude que celle des individus littoraux et a augmenté tout au long de l'été (Figure 4e).

Nous n'avons pas testé de modèles pour la température maximum sélectionnée par les individus durant le jour car la condition d'homoscédasticité n'était pas rencontrée, et ce même après plusieurs tentatives de transformation des données. Toutefois, la variation de la MaxTjour suivait le même patron que la MoyTjour et que la MinTjour (Figure 4a).

Le meilleur modèle expliquant la température moyenne sélectionnée par les individus durant la nuit (MoyTnuit) est une fonction non linéaire incluant les termes Forme, Jour, Jour2 et les interactions Forme*Jour et Forme*Jour2 (Tableau 2). Le pourcentage de variation expliqué par ce modèle était de 42 % (Tableau 3). Ce modèle indique que les individus littoraux sélectionnent des températures plus chaudes que les individus pélagiques après le jour de l'année 180 (29 juin; Figure 4d).

Les modèles numéro 5 et 6 (Tableau 2) étaient presque similaires en ce qui a trait à leur capacité à expliquer la température minimum sélectionnée par les individus durant la nuit (MinTnuit). Le modèle 5 a été retenu comme étant le meilleur modèle pour expliquer la variation de la variable dépendante car il était le plus parcimonieux (i.e. le modèle avec le moins de paramètres; Tableau 2). Les termes indépendants Forme et Jour2 étaient tous deux significatifs et le modèle expliquait 27 % de la variation (Tableau 3). Durant la majeure partie de la période d'échantillonnage, la MinTnuit des individus pélagiques était plus chaude que celle des individus littoraux (Figure 4f).

Le meilleur modèle expliquant la température maximum sélectionnée par les individus durant la nuit (MaxTnuit) est une fonction non linéaire incluant les termes Jour, Jour2 et Forme, ainsi que l'interaction Forme*Jour, marginalement significative. Le pourcentage de variation expliqué par ce modèle était de 37 % (Tableau 3). Tout comme pour la MoyTnuit, les individus littoraux ont sélectionné des températures maximum plus chaudes que les individus pélagiques à partir du jour de l'année 179 (28 juin; Figure 4b).

Budget thermique des individus littoraux et pélagiques

Durant les trois premières périodes d'échantillonnage, (14 juin au 1er juillet), les individus pélagiques ont eu un budget thermique plus élevé que celui des individus littoraux (Figure 5). Pour ce qui est des trois période suivantes (2 au 19 juillet), les individus littoraux ont eu un budget thermique plus élevé que les individus pélagiques (Figure 5). Finalement, les individus pélagiques ont eu un budget thermique plus élevé que celui des individus littoraux pour les deux dernières périodes d'échantillonnage (25 au 31 juillet; Figure 5).

Discussion

Les individus littoraux et pélagiques ont démontré un comportement cyclique journalier dans leur sélection de température tel que prédit initialement. Les individus des deux formes tendent à sélectionner des températures plus chaudes durant le jour et plus froides durant la nuit. De plus, les modèles sélectionnés indiquent que durant le jour, la variation de la MoyTjour et de la MinTjour était linéaire alors que durant la nuit, la variation de la MaxTnuit, MoyTnuit et de la MinTnuit était non linéaire. Les différentes formes de courbes obtenues pour les patrons de sélection de température suggèrent que le comportement des individus diffère entre le jour et la nuit.

Plusieurs études portant sur les Salmonidae ont observé un patron d'activité distinct entre le jour et la nuit (Matthews et al., 1994, Bourke et al., 1996; Young et al., 1999). Bourke et al. (1996), ont observé que durant le jour, les ombles de fontaine adultes du

lac Ledoux démontraient une forte sélection de sites demeurant fidèles à un même endroit jour après jour. Au coucher du soleil, les individus quittaient leur position journalière pour entrer dans une période nocturne active et retournaient à leur site préférentiel à l'aube. De plus, la distance moyenne parcourue par les individus à partir de leur point focal (site préférentiel) était beaucoup plus grande la nuit que le jour. Le patron d'activités observé par Bourke et al. (1996) suggèrent que la nuit, les individus sont en période d'alimentation alors que durant le jour, les individus sont moins mobiles probablement dû au fait qu'ils font de la thermorégulation comportemental. Ainsi, le patron de sélection de température observé dans la présente étude pourrait correspondre à un comportement similaire.

Nos résultats indiquent que les individus pélagiques sélectionnent des températures plus chaudes que les individus littoraux durant le jour, suggérant ainsi que les individus pélagiques pourraient avoir besoin de thermoréguler à des températures plus chaudes que les individus littoraux. Dans la littérature, il est bien connu que la thermorégulation comportementale peut optimiser certains processus physiologiques telle que la digestion (Crawshaw, 1977). Brett (1971), observa lors d'une étude portant sur le saumon kokani (*Oncorhynchus nerka*), que les individus effectuaient de la thermorégulation comportementale en eau relativement chaude, suite à des périodes d'alimentation intensives afin d'augmenter l'efficacité de leur digestion. De plus, les températures relativement chaudes augmentent l'activité de certains enzymes digestifs comme la protéase (Hofer, 1979) et augmentent la digestibilité de la nourriture (Azevedo et al., 1998). Or, si les individus pélagiques se nourrissent principalement de proies planctoniques durant la nuit, ces derniers pourraient tirer avantage à thermoréguler à des

températures plus chaudes, puisque le zooplancton est une nourriture plus difficile à digérer et de plus faible valeur énergétique que le zoobenthos (Magnan et Stevens, 1993; Héroux, 1998). Ainsi, la thermorégulation en eau plus chaude durant le jour pourrait augmenter le taux métabolique des individus pélagiques et ceci pourrait en retour, leur permettre d'avoir une digestion plus rapide et efficace des proies planctoniques. Il est intéressant de noter que durant le jour, l'augmentation de la température sélectionnée par les individus suit l'augmentation de la température moyenne du métalimnion (Figure 2b; Figure 4a, 4c et 4e) au cours de l'été. Ceci suggère que les individus s'acclimentent aux températures du métalimnion lorsqu'ils sont en période de thermorégulation.

Les résultats de notre étude indiquent que les individus littoraux et pélagiques ont sélectionné des températures similaires durant la nuit du 14 juin jusqu'au 19 juin (jour de l'année 165 à 180). Par la suite, les individus littoraux ont sélectionné des températures plus chaudes que celles des individus pélagiques et ce, jusqu'à la fin de la période d'échantillonnage. Or, si la température sélectionnée durant la nuit est liée à l'activité d'alimentation, nos résultats suggèrent que les individus littoraux et pélagiques ont exploité les mêmes ressources alimentaires avant le jour de l'année 180 et que par la suite, les individus se sont séparés dans des habitats thermiques différents pour se nourrir sur des ressources alimentaires différentes (zoobenthos dans la zone littorale et zooplancton dans la zone pélagique). Des études suggèrent que lorsque les proies benthiques sont abondantes au début de la saison de croissance, l'intensité de la compétition interspécifique est faible et les poissons utilisent cette même ressource. Par contre, lorsque les organismes benthiques deviennent plus rares dans l'été, la compétition interspécifique augmente et les espèces se séparent dans des niches

alimentaires différentes (Mittelbach, 1981; Persson, 1987; Tremblay et Magnan, 1991; Lacasse et Magnan 1992; Magnan et al., 1994). De plus, des études portant sur le polymorphisme trophique ont aussi montré que la ségrégation entre les formes disparaissait durant les périodes d'abondance alimentaire (Hindar et Jonsson, 1982; Malmquist et al., 1992). Il est donc possible qu'avant le jour de l'année 180, les deux formes aient sélectionné des températures similaires en raison de leur convergence sur les mêmes ressources alimentaires et qu'après cette période, les individus se sont séparés dans des niches différentes (zone littorale et pélagique) et ont conséquemment expérimenté des températures différentes. Nos résultats suggèrent que la ségrégation observée entre les formes littorales et pélagiques dans leur habitat thermique respectif pourrait survenir lorsque la compétition alimentaire entre les individus devient trop intense.

Au cours des trois premières périodes d'échantillonnage (14 juin au 1er juillet), les individus pélagiques ont eu un budget thermique plus élevé que les individus littoraux. Ce résultat est difficile à expliquer en regard à notre hypothèse initiale. Toutefois, la température de l'épilimnion pourrait expliquer ce résultat par le fait qu'elle était variable et en réchauffement durant cette période. Par contre, au cours des périodes 4, 5 et 6 (2 au 19 juillet) les individus littoraux ont eu un budget thermique plus élevé que celui des individus pélagiques. Le commencement de la période 4 (2 juillet) correspond au temps où les individus littoraux ont commencé à sélectionner des températures plus chaudes que les individus pélagiques durant la nuit. L'exposition des individus littoraux à un habitat thermique plus chaud durant la nuit pourrait avoir affecté la maturation des gonades des individus, puisqu'une exposition à des températures relativement chaudes

peut accélérer le développement sexuel chez certaines espèces de poissons (Breton et al., 1980a; Breton et al., 1980b; Gillet et Billard, 1981; Davies et al., 1986; Carscadden et al., 1997). Chez l'omble de fontaine, les ovules croissent très peu durant les mois printaniers alors qu'au début du mois de juillet, une large proportion d'entre eux croissent très rapidement et constituent la classe mature des ovules qui seront éjectés à l'automne (Henderson, 1963; Power, 1980). En ce qui a trait aux mâles, la spermatogenèse est à son maximum à partir de la fin du mois de juin jusqu'à la fin du mois d'août (Power, 1980). La température et la photopériode sont reconnues comme étant des facteurs environnementaux pouvant initier et contrôler le développement sexuel de certaines espèces de poissons (Bye, 1989). Henderson (1963) trouva que la température (8.5 ou 16.0 °C) n'avait pas d'effet sur le développement des gonades de l'omble de fontaine lorsque les individus étaient exposés à une photopériode naturelle en laboratoire. Toutefois, cette même étude a démontré que les longues journées (20 heures) accélèrent la gamétogenèse à une température de 16.0 °C alors qu'à 8.5 °C, la gamétogenèse était retardée. Aux latitudes du lac Ledoux, le début du mois de juillet est le temps de l'année où la photopériode est la plus longue. Or, les périodes où les individus littoraux ont expérimenté des températures plus chaudes que les individus pélagiques coïncident avec 1) le temps de l'année où la maturation des gonades est rapide et 2) le temps de l'année où la photopériode est longue. Il est donc possible que la combinaison de ces deux facteurs puisse faire en sorte que les gonades des individus littoraux croissent plus rapidement que celles des individus pélagiques. Durant les périodes 7 et 8 (20 au 31 juillet), les individus pélagiques ont eu un budget thermique plus élevé que les individus littoraux. Durant ces périodes, la taille de l'échantillon avait

diminué de façon importante, ce qui a par conséquent diminué la fiabilité de ces résultats.

Jusqu'à aujourd'hui, aucune autre étude n'avait considéré le rôle potentiel de la température dans l'évolution du polymorphisme trophique. Sur la base des patrons de température sélectionnée, nos résultats suggèrent qu'au début de la saison de croissance, les deux formes sélectionnent des températures similaires, alors qu'à la fin de l'été, les formes se séparent dans des niches différentes et sont conséquemment exposées à des températures différentes. Comme l'exposition à des températures relativement chaudes peut accélérer le développement sexuel, l'histoire thermique estivale des individus littoraux pourrait contribuer à accélérer la maturation de leur gonade. Ainsi, la maturation des gonades des individus littoraux pourrait être directement reliée à leur arrivée précoce sur les sites de fraye et pourrait contribuer à l'isolement reproducteur entre les deux formes.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES DE LA PROBLÉMATIQUE ET DE LA RÉTROSPECTIVE DE LA LITTÉRATURE

- Baldwin, C. M., D. Beauchamp, et C. P. Gubala. 2002. Seasonal and diel distribution and movement of cutthroat trout from ultrasonic telemetry. *Transactions of the American Fisheries Society* **131**: 143-158.
- Bodaly, R. A. 1979. Morphological and ecological divergence within the lake whitefish (*Coregonus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **36**: 1214-1222.
- Bohl, E. 1980. Diel pattern of pelagic distribution and feeding in planktivorous fish. *Oecologia* **44**: 368-375.
- Bourke, P., P. Magnan, et M. A. Rodriguez. 1996. Diel locomotor activity of brook charr, as determined by radiotelemetry. *Journal of Fish Biology* **49**: 1174-85.
- Bourke, P., P. Magnan, et M. A. Rodriguez. 1997. Individual variations in habitat use and morphology in brook charr. *Journal of Fish Biology* **51**: 783-794.
- Bourke, P., P. Magnan, et M. A. Rodriguez. 1999. Phenotypic responses of lacustrine brook charr in relation to the intensity of interspecific competition. *Evolutionary Ecology* **13**: 19-31.
- Brandt, S. B., J. J. Magnuson, et L. B. Crowder. 1980. Thermal habitat partitioning by fishes in Lake Michigan. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **37**: 1557-64.
- Breton, B., L. Horoszewicz, R. Billard, et K. Bieniarz. 1980a. Temperature and reproduction in tench: effect of a rise in the annual temperature regime on gonadotropin level, gametogenesis and spawning. I. The male. *Reproduction, nutrition, développement* **20**: 105-118.

- Breton, B., L. Horoszewicz, K. Bieniarz, et P. Epler. 1980b. Temperature and reproduction in tench: effect of a rise in the annual temperature regime on gonadotropin level, gametogenesis and spawning. II. The female. *Reproduction, nutrition, développement* **20**: 1011-1024.
- Brett, J. R. 1971. Energetic responses of salmon to temperature. A study of some thermal relation in the physiology and freshwater ecology of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *American Zoologist* **11**: 99-113.
- Busack, C. A. et G. A. E. Gall. 1980. Ancestry of artificial propagated California rainbow trout strains. *California Fish and Game* **66**: 17-24.
- Bush, G. L. 1994. Sympatric speciation in animal: new wine in old bottles. *Trends in Ecology and Evolution* **9**: 285-288.
- Bye, V. J. 1989. The role of environmental factors in timing of reproductive cycles. In *Fish reproduction: strategies and tactics*. (Potts G. W. et Wootton R. J. eds.) pp. 187-205. London: Academic Press.
- Carscadden, J., B. S. Nakashima, et K. T. Frank. 1997. Effects of fish length and temperature on the timing of peak spawning in capelin (*Mallotus villosus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**: 781-787.
- Castonguay, M., G. J. Fitzgerald, et Y. Côté. 1982. Life history and movement of anadromous brook charr, *Salvelinus fontinalis*, in St-Jean River, Gaspé, Québec. *Canadian Journal of Zoology* **12**: 3084-3091.
- Coutant, C. C. 1987. Thermal preference: when does an asset become a liability ? *Environmental Biology of Fishes* **18**: 161-72.
- Crawshaw, L. I. 1977. Physiological and behavioral reactions of fishes to temperature change. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **34**: 730-734.

- Crowder, L. B., J. J. Magnuson, et S. B. Brandt. 1981. Complementarity in the use of food and thermal habitat by Lake Michigan fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **38**: 662-68.
- Crowder, L. B. et J. J. Magnuson. 1982. Thermal habitat shifts by fishes at the thermocline in Lake Michigan. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **39**: 1046-50.
- Crowder, L. B. 1984. Character displacement and habitat shift in a native cisco in Southeastern Lake Michigan: evidence for competition ? *Copeia* **4**: 878-883.
- Crowder, L. B. 1986. Ecological and morphological shifts in Lake Michigan fishes: Glimpses of the Ghost of Competition Past. *Environmental Biology of Fishes* **16**: 147-57.
- Davies, P. R., I. Hanyu, K. Furukawa, et M. Nomura. 1986. Effects of temperature and photoperiod on sexual maturation and spawning of the common carp. III. Induction of spawning by manipulating photoperiod and temperature. *Aquaculture* **52**: 137-144.
- Doyon, J-F, C. Hudon, R. Morin, et F. G. Jr. Whoriskey. 1991. Bénéfices à court terme des mouvements anadromes saisonniers pour une population d'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) du Nouveau Québec. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **48**: 2212-2222.
- Dynes, J., P. Magnan, L. Bernatchez, et M. A. Rodriguez. 1999. Genetic and morphological variation between two forms of lacustrine brook charr. *Journal of Fish Biology* **54**: 955-972.
- Ehlinger, T. J. et D. S. Wilson. 1988. Complex foraging polymorphism in bluegill sunfish. *Proceeding of the National Academy of Sciences U.S.A.* **85**: 1878-1882.

- Ehlinger, T. J. 1990. Habitat choice and phenotype-limited feeding efficiency in bluegill: individual differences and trophic polymorphism. *Ecology* **71**: 886-896.
- Evans, D. O., J. M. Casselman, et C.C. Wilcox. 1991. Effects of exploitation, loss of nursery habitat, and stocking on the dynamics and productivity of lake trout populations in Ontario Lakes. Lake Trout Synthesis, response to stress working group. Toronto: Ontario Ministry of Natural Resources. 193 p.
- Gatz, A. J. Jr. 1979. Community organisation in fishes as indicated by morphological features. *Ecology* **60**: 711-718.
- Gillet, C. et R. Billard. 1981. Effects of temperature, photoperiod and food on the plasma and pituitary gonadotropic hormones and on the gametogenesis in the Gold Fish. *Cahier Laboratoire hydrobiologie Montereau* **11**: 41-48.
- Grant, J. W. A. et D. L. G. Noakes. 1987. Movers and stayers: foraging tactics of young-of-the- year brook charr. *Journal of Animal Ecology* **56**: 1001-1013.
- Hamel, P., P. Magnan, M. Lapointe et P. East. 1997. Timing of spawning and assessment of a degree-day model to predict the in situ embryonic developmental rate of white sucker, *Castostomus commersoni*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**: 2040-2048.
- Helfman, G. S. 1986. Fish behavior by day, night and twilight. In *The behavior of teleost fishes*. (Pitcher T.J. ed.) pp. 366-387. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Henderson, N. E. 1963. Influence of light and temperature on reproductive cycle of the Eastern brook trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **20**: 859-97.
- Hokanson, K. E. F., J. H. McCormick, B. R. Jones, et J. H. Tucker. 1973. Thermal requirements for maturation, spawning, and embryo survival of the brook trout,

- Salvelinus fontinalis*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **30**: 975-84.
- Hutchings, J. A. et D. W. Morris. 1985. The influence of phylogeny, size and behaviour on patterns of covariation in salmonids life histories. *Oikos* **45**: 118-124.
- Johnson, T. C., C. A. Scholz, M. R. Talbot, et K. Kelts. 1996. Late pleistocene dessication of Lake Victoria and rapid evolution of cichlid fishes. *Science* **273**: 1091-1093.
- Jonsson B. et K. Hindar. 1982. Reproductive strategy of dwarf and normal Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from Vangsvatnet Lake, Western Norway. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **39**: 1030-1045.
- Jonsson, B., S. Skulason, S.S. Snorrason, O. T. Sandlund, H. J. Malmquist, P. M. Jonasson, R. Gydmo, et T. Lindem. 1988. Life history of polymorphic Arctic charr (*Salvelinus fontinalis*) in Thingvallavatn, Iceland. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **45**: 1537-1547.
- Jonsson, B. et S. Skulason. 2000. Polymorphic Segregation in Arctic Charr *Salvelinus Alpinus* (L.) From Vatnshlidarvatn, a Shallow Icelandic Lake. *Biological Journal of Linnean Society* **69**: 55-74.
- Jonsson, B. et N. Jonsson. 2001. Polymorphism and speciation in Arctic charr (review paper). *Journal of Fish Biology* **58**: 605-638.
- Kipling, C. 1983. Changes in the growth of pike (*Esox lucius*) in Windermere. *Journal of Animal Ecology* **52**: 647-257.
- Kitchill, J. F., D. J. Stewart, et D. Weininger. 1977. Applications of bioenergetics model to yellow perch (*Perca flavescens*) and walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **34**: 1922-1935.

- Linner, J. E. Brannas, B. S. Wilklund, et H. Lundqvist. 1990. Diel and seasonal locomotor activity patterns in Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.). *Journal of Fish Biology* **37**: 675-685.
- MacLean, J. et J. J. Magnuson. 1977. Species interactions in percid communities. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **34**: 1941-1951.
- Magnan, P. et G. J. Fitzgerald. 1984. Mechanisms responsible for the niche shift of brook charr, *Salvelinus fontinalis* Mitchill, when living sympatrically with creek chub, *Semotilus atromaculatus*. *Canadian Journal of Zoology* **62**: 1548-1555.
- Magnan, P. 1988. Interactions between brook charr and nonsalmonid species: ecological shift, morphological shift, and their impact on zooplankton communities. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **45**: 999-1009.
- Magnuson, J. J., L. B. Crowder, et P. A. Medvick. 1979. Temperature as an ecological resource. *American Zoologist* **19**: 331-43.
- Malmquist, H. J., S. S. Snorrasson, S. Skulason, B. Jonsson, O. T. Sandlum, et P.M. Jonasson. 1992. Diet Differentiation in Polymorphic Arctic Charr in Thingvallavatn, Iceland. *Journal of Animal Ecology* **61**: 21-35.
- Marchand, F. 2001. Facteurs biotiques et abiotiques influençant l'activité et les coûts énergétiques associés à l'alimentation chez les juvéniles (1+) de l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*). Thèse de doctorat. Université du Québec à Montréal.
- Marchand, F., P. Magnan, et D. Boisclair. 2003. Differential time budgets of two forms of juvenile brook charr in the open-water zone. *Journal of Fish Biology* **63**: 687-698.

- Matthews, K. R., N. H. Berg, et D. L. Azuma. 1994. Cool water formation and trout habitat use in a deep pool in the Sierra Nevada, California. *Transactions of the American Fisheries Society* **123**: 549-564.
- McCauley, R. W. et L. A. A. Read. 1973. Temperature selection by juvenile and adult yellow perch (*Perca flavescens*) acclimated to 24 °C. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **30**: 1253-55.
- McCauley, R. W. et N. W. Huggins. 1979. Ontogenic and non-thermal effects on thermal preferenda of fish. *American Zoologist* **19**: 267-71.
- McLaughlin, R. L., J. W. A. Grant, et D. L. Kramer. 1994. Foraging movements in relation to morphology, water-column use, and diet for recently emerged brook trout, *Salvelinus fontinalis*, in still-waterpools. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **51**: 268-279.
- Mellas, E. J. et J. M. Haynes. 1985. Swimming performance and behavior of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and white perch (*Morone americana*): effects of attaching telemetry transmitters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **42**: 488-493.
- Mina, M. V., A. N. Mironovski, et Y. Y. Dgebuadze. 1996. Lake Tana large barbs: phenetics, growth and diversification. *Journal of Fish Biology* **48**: 383-404.
- Mittelbach, G. G. 1981. Foraging efficiency and body size: a study of optimal diet and habitat use by bluegills. *Ecology* **62**: 1370-1386.
- Moser, M. L., A. F. Olson, et T. P. Quinn. 1990. Effects of dummy ultrasonic transmitters on juvenile coho salmon. *American Fisheries Society Symposium* **7**: 353-356.

- Moyle, P. B. et J. J. Cech Jr. 2000. Fishes, an introduction to ichthyology. 4th ed. Toronto: Prentice Hall Canada Inc. 612 p.
- Munro, A.D. 1990. In *Reproductive seasonality in teleosts: environmental influences*. (Munro A. D., Scott A. P. et Lam T. J. eds.) pp. 1-12. Boca Raton: CRC Press.
- Naud, M. et P. Magnan. 1988. Diel onshore-offshore migrations in northern redbelly dace, *Phoxinus eos* (Cope), in relation to prey distribution in a small oligotrophic lake. *Canadian Journal of Zoology* **66**: 1249-1253.
- Neverman, D. et W. A. Wurtsbaugh. 1994. The thermoregulatory function of diel vertical migration for a juvenile fish, *Cottus extensus*. *Oecologia* **98**: 247-256.
- Nielson, L. A. 1992. Methods of marking fish and shellfish. Bethesda: American Fisheries Society. 208 p.
- Olsen, R. A., J. D. Winter, D. C. Nettles, et J. M. Haynes. 1988. Resource partitioning in summer by salmonids in south-central Lake Ontario. *Transaction of the American Fisheries Society* **117**: 552-559.
- Olson, F. W., E. S. Kuehl, K. W. Burton, et J. S. Sigg. 1990. Use of radiotelemetry to estimate survival of saugers passed through turbines and spillbays at dam. *American Fisheries Society Symposium* **7**: 357-363.
- Proulx, R. 2001. Mécanismes impliqués dans l'expression du polymorphisme trophique chez l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*). Thèse de maîtrise. Université du Québec à Trois-Rivières.
- Proulx, R. et P. Magnan. 2002. Physiological performance of two forms of lacustrine brook charr, *Salvelinus fontinalis*, in the open-water habitat. *Environmental Biology of Fishes* **64**: 127-136.

- Proulx, R. et P. Magnan. 2004. Contribution of phenotypic plasticity and heredity to the trophic polymorphism of lacustrine brook charr (*Salvelinus fontinalis* M.). *Evolutionary Ecology Research* **6**: 503-522.
- Reynolds, W. W. et M. E. Casterlin. 1976. Thermal preferenda and behavioral thermoregulation in three centrarchid fishes. *Thermal Ecology* **2**: 185-190.
- Reynolds, W. W. 1977. Temperature as proximate factor in orientation behavior. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **34**: 734-739.
- Reynolds, W. W., D. A. Thomson, et M. E. Casterlin. 1977. Responses of young California grunion, *Leuresthes tenuis*, to gradients of temperature and light. *Copeia* **1**: 144-149.
- Ritchie, M. G., et S. D. F. Phillips. 1998. In *Endless forms: species and speciation*. (Howard D. J. et Berlocker S. H. eds.) pp. 114-129. New York: Oxford University Press.
- Robinson, B. W., D. S. Wilson, et A. S. Margosian, P. T. Lotito. 1993. Ecological and morphological differentiation by pumpkinseed sunfish in lakes without bluegill sunfish. *Evolutionary Ecology* **7**: 451-464.
- Robinson, B. W. et D. S. Wilson. 1994. Character release and displacement in fishes: a neglected litterature. *The American Naturalist* **144**: 596-617.
- Robinson, B. W. et D. S. Wilson. 1996. Genetic Variation and Phenotypic Plasticity in a Trophically Polymorphic Population of Pumkinseed Sunfish (*Lepomis Gibbosus*). *Evolutionary Ecology* **10**: 631-52.
- Schluter, D. et J. D. McPhail. 1992. Ecological character displacement and speciation in sticklebacks. *The American Naturalist* **140**: 85-108.

- Schluter, D. et J. D. McPhail. 1993. Character displacement and replicate adaptative radiation. *Trends in Ecology and Evolution* **8**: 197-200.
- Schluter, D. 1998. In *Endless forms: species and speciation*. (Howard D. J. et Berlocker S. H. eds.) pp. 114-129. New York: Oxford University Press.
- Scott, D. B. C. 1979. Environmental timing and the control of reproduction in teleost fish. In *Fish phenology: adaptiveness in teleosts*. (Miller P. J. ed.) pp 425-434. London: Academic Press (Symposium of the Zoological Society of London 44).
- Sellers, T. J., B. R. Parker, D. W. Schindler, W. David, et M. T. William. 1998. Pelagic distribution of lake trout (*Salvelinus namaycush*) in small Canadian Shield lakes with respect to temperature, dissolved oxygen, and light. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**: 170-179.
- Skulason, S., S. S. Snorrason, D. L. G. Noakes, M. M. Ferguson, et H. J. Malmquist. 1989. Segregation in spawning and early life history among polymorphic arctic charr, *Salvelinus Alpinus*, in Thingvallavatn, Iceland. *Journal of Fish Biology* **35**: 225-32.
- Skulason, S., S. S. Snorrason, D. Otas, et D. L. G. Noakes. 1993. Genetically based differences in foraging behavior among sympatric morphs of arctic charr (Pisces: Salmonidae). *Animal Behavior* **45**: 1179-92.
- Skulason, S. et T. B. Smith. 1995. Resource polymorphisms in vertebrates. *Trends in Ecology and Evolution* **10**: 366-70.
- Skulason, S., S. S. Snorrason, et B. Jonsson. 1999. In *Evolution of biological diversity*. (Magurran A. E. et May R. M. eds.) pp. 70-92. Oxford: Oxford University Press.

- Smith, T. B. et S. Skulason. 1996. Evolutionary significance of resource of polymorphism in fishes, amphibians, and birds. *Annual Review of Ecological Systematic* **27**: 111-33.
- Snorrasson, S. S., S. Skulason, O. T. Sandlund, H. J. Malmquist, B. Jonsson, et P. M. Jonasson. 1989. Shape polymorphism in sympatric Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in Thinvallavatn, Iceland. In *Biology of charr and masu salmon*. (Kawanabe H., Yamazaki F., et Noakes D. L. G. eds.) pp. 393-404. Physiology and ecology Japan. Special vol. 1. Kyoto: Kyoto University Press.
- Stasko, A. B. et D. G. Pincock. 1977. Review of underwater biotelemetry, with emphasis on ultrasonic techniques. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **34**: 1261-1285.
- Thorstad, E. B., F. Okland, et B. Finstad. 2000. Effects of telemetry transmitters on swimming performance of adult Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* **57**: 531-35.
- Toline. C. A. et A. J. Baker. 1993. Foraging tactic as a potential selection pressure influencing geographic differences in body shape among population of dace (*Phoxinus eos*). *Canadian Journal of Zoology* **71**: 2178-2184.
- Tyus, H. M. 1982. Fish Biotelemetry: theory and application for high conductivity rivers. U. S. Fish and Wildlife Service FWS/OBS-82/38. 26 p.
- Venne, H. et P. Magnan. 1995. The impact of intra- and interspecific interactions on young-of-the-year brook charr, in temperate lakes. *Journal of Fish Biology* **46**: 669-686.

- Warner, E. J., et T. P. Quinn. 1995. Horizontal and vertical movements of telemetered rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in Lake Washington. *Canadian Journal of Zoology* **73**: 146-153.
- Webb, P. W. 1984. Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. *American Zoologist* **24**: 107-120.
- West-Eberhard, M. J. 1986. Alternative adaptations, speciation, and phylogeny (a review). *Proceeding of the National Academy of Sciences U.S.A.* **83**: 1388-1392.
- Williams, G. D. V. et K. H. MacKay. 1970. Tables of daily degree-days above or below any base temperature. Ottawa: Canada Department of Agriculture. 37 p.
- Wilson, D. S., P. M. Muzzall, et T. J. Ehlinger. 1996. Parasites, morphology, and habitat use in a bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*) population. *Copeia* **2**: 348-354.
- Wimberger, P. H. 1994. Trophic polymorphisms, plasticity, and speciation in vertebrates. In *Advances in fish foraging theory and ecology*. (Stouder D. J. et Fresh K. eds.) pp. 19-43. Belle Brauch Library in Marine Science. No 18. Columbia: University of South Carolina Press.
- Winter, J. Advances in underwater biotelemetry. In *Fisheries Techniques*. 2nd ed. (Murphy B. R et Willis D. W. eds.) pp 555-590. Bethesda: American Fisheries Society.